R
Index

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
10 DEC 1951
SERIAL Em.447
SEPARATE

EXD

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Rec. p. 523
540 ?
545 ?
550
602 ?
Rev. p. 523
540
545 ?
550

том XXX, вып. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1951

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

Р Е Д А К Ц И Я:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ученый секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, чл.-корр. АН СССР В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

1951

ТОМ XXX ноябрь — декабрь ВЫПУСК 6

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Биолого-почвенный институт
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова
Редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ГИДРОБИОЛОГИИ И БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ [1]

Е. В. БОРУЦКИЙ

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

В выпуске 6 Зоологического журнала за 1950 г. появилась статья Г. В. Никольского [26] с резкой критикой ошибок гидробиологии и особенно трактовки гидробиологами проблемы биологической продуктивности водоемов.

Необходимость пересмотра содержания и основных задач гидробиологии ощущалась уже давно. Еще в 1936—1937 гг. на страницах Зоологического журнала развернулась дискуссия по вопросу биологической продуктивности водоемов, в которой также затрагивался вопрос о задачах гидробиологии и месте ее среди других биологических дисциплин [3, 4, 6, 17, 22, 29]. В настоящее время, после выступления А. А. Жданова по вопросам философии и доклада Т. Д. Лысенко на августовской сессии ВАСХНИЛ о положении в биологической науке, еще больше ощущается необходимость в пересмотре положения в гидробиологии. Поэтому появление статьи Г. В. Никольского вполне законно и своевременно.

Постараемся разобраться, в какой степени справедливы упреки Г. В. Никольского по адресу гидробиологии как науки и ее основной проблемы— «так называемой проблемы биологической продуктивности».

Просмотр имеющихся определений гидробиологии и задач, которые она должна разрешать, привел нас к печальному заключению, что, действительно, на сегодняшний день нет ясности в определении гидробиологии как науки и задач, которыми она должна заниматься. Каждый гидробиолог понимает ее, исходя из того направления, которого он придерживается при изучении биологии водных организмов. Можно привести целый ряд определений гидробиологии [2], в которых имеются все переходы от всеобъемлющей комплексной биологической науки, в понимании В. И. Жадина [10, 11, 28], до более ограниченной, например, науки, изучающей только проблему биологической продуктивности водоемов, в смысле Л. А. Зенкевича [3, 12, 13].

Однако если просмотреть все имеющиеся определения гидробиологии как науки, можно констатировать, что подавляющее большинство биологов (если отбросить несущественные различия в формулировках) склонны рассматривать гидробиологию как науку в основном экологическую [14, 30, 19, 1, 22, 26]. Особенно четко это определено у В. А. Водяницкого [7, 8]: «Экология водных животных составляет центральный стержень гидробиологии и ее неотъемлемую фактическую часть», и

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

[2] Дословно приводить определения мы считаем излишним, поскольку они уже не раз цитировались в статьях других авторов.

далее: «Мысль о том, что важнейшей частью гидробиологии является изучение экологии водных организмов, совершенно правильна».

Мы вполне разделяем взгляд В. А. Водяницкого, но полагаем, что не экология является неотъемлемой частью гидробиологии, а гидробиология является водной частью экологии. Но напрасно думает В. А. Водяницкий, что у советских экологов нет «единого, общепринятого и убедительного понимания экологии». Это неверно. В резолюциях Киевской экологической конференции [27], в которой принимало участие и большое количество гидробиологов, дано четкое и ясное определение экологии, задач, которыми она должна заниматься, и сформулированы теоретические основы мичуринской экологии.

Гидробиология несомненно должна рассматриваться (как она и рассматривается большинством биологов) как часть единой науки — экологии, «центральной проблемой которой является проблема численности вида с позиций мичуринской биологии» [27]. И, как справедливо отмечает Г. В. Никольский [26], при решении этой проблемы применительно к водным организмам не следует забывать, что органические миры воды и суши тесно связаны между собой.

Справедливы упреки Г. В. Никольского и в отношении теоретических основ гидробиологии. Действительно, до последнего времени как у наземных экологов, так и у водных (гидробиологов) нередко наблюдается неправильное понимание среды. Почти все экологи, и особенно гидробиологи, говорят об единстве организма и среды, а под средой понимают местообитание, а не среду. У большинства гидробиологов до последнего времени имеет место неправильная трактовка влияния факторов среды на организм. Гидробиологи считают, что они имеют дело с односторонней связью — воздействием фактора на организм, а характер ответа организма на это воздействие или совершенно игнорируется, или ответ рассматривается как инадаптивный, случайный. Но как известно по законам диалектического материализма, односторонняя внешняя связь между организмом и средой не может быть основой развития.

В. И. Жадин правильно понял ошибку гидробиологов в трактовке связей организм — среда и в последней своей статье [11] рассматривает влияние факторов среды на организм как адаптивный ответ организма. Но неправильно трактуя среду как местообитание, он пришел к неправильным выводам. В. И. Жадин делит все организмы на цельноадаптированные и раздельноадаптированные. Под цельной адаптацией организма к среде он понимает «такое положение, когда данный вид животного или растения по своим физиологическим особенностям бывает в состоянии в данных условиях среды проделывать весь свой жизненный цикл». Однако выделение В. И. Жадиным цельноадаптированных организмов означает признание за этими организмами невозможности развития, так как процесс развития животных и растений есть перестройка строения и образа жизни в единстве с изменениями среды. Принимая классификацию адаптаций В. И. Жадина, мы приходим к представлению, что организм развивается, а среда — условия жизни организма — остается неизменной, т. е. мы разрываем единство организм — среда.

Как следует понимать единство организма и среды? Нам кажется, что правы те ученые, которые единство организма и среды представляют себе как приспособительную систему отношений между организмом и его абиотическим и биотическим окружением. Биотические отношения слагаются из отношений с особями других видов и того же вида. Вообще крупнейшим недочетом в теоретических основаниях гидробиологии является путаница в трактовке единства организм — среда, отрыв организма от его условий жизни, противопоставление организма среде.

Исходя из понимания гидробиологии как экологической науки, мы, естественно, не можем принять ни определение В. И. Жадина, ни определение Л. А. Зенкевича.

Нам кажется неправильным понимание гидробиологии В. И. Жадиным как комплексной биологической науки. На данном этапе развития биологии все дисциплины настолько переплетаются между собой, что никакая наука не может обойтись без помощи других, смежных наук. Но не этим определяется комплексность науки. Комплексная наука — это наука, синтезирующая ряд наук, трактующих о разных формах движения материи, например океанология, лимнология и др., которые включают на равных началах и гидрофизику, и гидрохимию, и ряд других наук, а также, конечно, и гидробиологию. Вполне понятно, что к такой категории дисциплин гидробиология относиться не может.

Нам кажется неправильным и понимание гидробиологии Л. А. Зенкевичем как науки, изучающей только явления биологической продуктивности водоемов. Мы разделяем его точку зрения на необходимость выделения круга вопросов о биологической продуктивности в самостоятельную дисциплину, но полагаем, что эта дисциплина не является гидробиологией. Кроме того, нам кажется, что Л. А. Зенкевич недостаточно четко выявил специфику этой дисциплины и соседних — биогеографии и экологии — и неправильно определил содержание и задачи этой дисциплины.

Одной из характерных сторон «гидробиологии»[3], отличающих ее от биогеографии и экологии, Л. А. Зенкевич считает момент «количественной характеристики массовых процессов» в водоемах, который отсутствует при биогеографических и экологических исследованиях. Однако кто может усомниться в том, что никакое экологическое и даже биогеографическое исследование на современном этапе развития науки не может обойтись без количественной характеристики массовых процессов, без количественного учета? И сам Л. А. Зенкевич в своих биогеографических исследованиях на морях широко использует количественный метод[4]. Повидимому, количественный учет не может служить надежным критерием для разграничения этих трех наук. И неудивительно поэтому, что работы, отмеченные Л. А. Зенкевичем [13] как «гидробиологические», с бо́льшим успехом могут быть отнесены к экологии, чем к «гидробиологии».

Нам кажется, что различия между этими науками заключаются не столько в наличии или отсутствии момента количественного учета, сколько в характере и конечных целях учета. Гидробиология (в толковании Л. А. Зенкевича), по нашему мнению, должна отличаться от биогеографии и экологии тем, что основной упор в исследовании должен делаться на конечный хозяйственно ценный биопродукт, и не столько на количество его, сколько на качество.

Далее Л. А. Зенкевич слишком обширно понимает задачи «гидробиологии». Он проводит полную аналогию между гидробиологией и аэробиологией, говоря, что «если к агробиологии добавить еще и лесное хозяйство (лесоведение), то будут охвачены почти все стороны использования растительных и животных сырьевых ресурсов суши. Вот это в целом и может быть названо аэробиологией» [13], которой противопоставляется «гидробиология»[5]. Такое противопоставление «гидробиологии» аэробиологии, естественно, безгранично расширяет и задачи «гидробиологии», что и можно усмотреть из перечня тех многочисленных задач, которы-

---

[3] В дальнейшем изложении гидробиологию в понимании Л. А. Зенкевича мы будем писать в кавычках.

[4] Многочисленные количественные исследования Л. А. Зенкевич подытожил в прекрасной монографии «Фауна и биологическая продуктивность моря» (т. II, 1947), о которой Л. С. Берг [2, стр. 1261], применительно к данным о Каспии, говорит: «В этой работе на стр. 400—500 дан прекрасный обзор физической географии, фауны и флоры и происхождения органического мира Каспия».

[5] Следует отметить, что Л. А. Зенкевич и в понятие аэробиологии вкладывает иное содержание.

ми, по мнению Л. А. Зенкевича, должна заниматься эта дисциплина[6]. Этот перечень задач скорее можно рассматривать как программу океанологических или лимнологических исследований по биологии, чем как задачи науки, изучающей явления биологической продуктивности.

Но попробуем разобраться, на все ли эти вопросы народного хозяйства должна отвечать именно «гидробиология»? Посмотрим, как обстоит дело с решением подобных же задач в предполагаемой науке аэробиологии? Как известно, обслуживание с биологических позиций медицины, ветеринарии и санитарии падает не на аэробиологов, а на зоологов различных специальностей, паразитологов, гистологов и др.; на разнообразные запросы биологического характера со стороны наземного транспорта опять-таки отвечают не аэробиологи, а энтомологи, орнитологи и другие специалисты-биологи; к решению многих вопросов технической промышленности привлекаются ботаники, энтомологи, микробиологи, а не аэробиологи, и т. д.

Как мы видим, значительная часть нужд народного хозяйства на суше успешно обслуживается специалистами различных соответствующих дисциплин, а не всеведущими специалистами-аэробиологами. Также и на большинство запросов народного хозяйства применительно к водной среде с таким же успехом отвечают специалисты тех же специальностей, а не всеведущие гидробиологи. Правда, следует отметить, что значительная часть перечисленных выше биологических вопросов на суше разрешается экологами, к которым, действительно, более чем к кому-либо приложим термин «аэробиолог». Экологами же разрешаются соответствующие задачи и применительно к водной среде. Таким образом, мы опять приходим к тому же положению, что экология и гидробиология изучают тот же круг вопросов и что, следовательно, гидробиологию следует рассматривать как экологию водных организмов.

Нам кажется, что этими рассуждениями мы довольно убедительно показали, что значительная часть интересов народного хозяйства обслуживается именно экологией и другими биологическими дисциплинами, а не «гидробиологией», и только незначительная часть интересов, именно те, которые предусматривают конечный хозяйственно ценный биопродукт, действительно обслуживаются особой дисциплиной, основной проблемой которой является проблема биологической продуктивности водоемов.

Так как гидробиология понимается нами как экология водных организмов, мы считаем нецелесообразным науку, изучающую явления продуктивности водоемов, называть тоже гидробиологией. Однако мы не можем ее называть биогидрологией — термином, предложенным С. Д. Муравейским [22] для науки, изучающей эту проблему, в противовес гидробиологии, занимающейся изучением экологических вопросов. Биогидрология в толковании С. Д. Муравейского — наука геофизическая, изучающая в процессе стока динамику органического вещества.

Не давая пока этой дисциплине особого названия, мы попытаемся определить тот круг вопросов, которыми она должна заниматься. Мы полагаем, что нельзя так широко понимать задачи этой науки, как понимает их Л. А. Зенкевич. Мы считаем правильным дать ей более конкретное содержание, ограничив его задачами изучения вопросов воспроизводства водных живых объектов пищевой и технической промышленности. В таком объеме эта дисциплина действительно будет соответство-

---

[6] Л. А. Зенкевич так определяет задачи «гидробиологии»: «Совершенно неправильно было бы сводить задачи гидробиологии только к обслуживанию интересов рыбного промысла. Как ни важна эта сторона дела, запросы, предъявляемые к гидробиологии народным хозяйством, гораздо шире и весьма многообразны. Помимо запросов рыбного хозяйства гидробиология должна учитывать нужды других разделов пищевой промышленности, некоторых разделов технической промышленности, медицины, ветеринарии, водоснабжения, санитарии, водного транспорта и ряда смежных научных дисциплин: гидрохимии, гидрологии, геологии, биогеохимии, биогеографии, экономической и общей географии и др.» [13, стр. 119].

вать агробиологии. И если гидробиология в нашем понимании является водным разделом единой науки экологии, то дисциплину, изучающую проблему воспроизводства хозяйственно ценных водных биопродуктов, можно рассматривать как водный раздел единой науки — агробиологии. Однако, несмотря на сходство содержания и задач агробиологии с проблемой биологической продуктивности водоемов, о чем подробно говорят ряд авторов (С. Д. Муравейский, Л. А. Зенкевич, В. И. Жадин и др.), и наличие ряда угодий, на которых можно видеть переходы, так сказать, от наземного типа хозяйства к водному (например, рисовые поля, используемые под карповые хозяйства, где сочетаются интересы сельского и рыбного хозяйства, или водоемы, используемые под птицекарповые хозяйства, на которых объединяются интересы птицеводства и рыбоводства), между ними имеются и существенные различия.

Принимая во внимание специфические условия водной среды, а также иные методы освоения и воздействия в отношении наземных и водных промысловых объектов, целесообразно, пожалуй, водную агробиологию выделить в самостоятельную дисциплину, являющуюся водным разделом агробиологии, в компетенцию которой входят все морские и пресноводные как рыбные, так и нерыбные пищевые и технические живые объекты промысла, находящиеся в ведении рыбной промышленности. Основной проблемой этой рыбохозяйственной дисциплины является проблема воспроизводства хозяйственно ценных биопродуктов, в основном, конечно, проблема рыбопродуктивности.

Если привести определения агробиологии как науки и ее основного содержания (Т. Д. Лысенко [20], Л. А. Зенкевич [13, стр. 118]), то мы видим, что эти определения распространяются и на данную рыбохозяйственную дисциплину, если под объектами земледелия понимать сельскохозяйственные и технические растительные объекты, а под объектами животноводства — промысловых водных животных. Как в агробиологии, так и в рассматриваемом ее разделе, посвященном водным животным и растениям, конечным объектом исследования является только хозяйственно ценный биопродукт, с той лишь разницей, что эта дисциплина имеет дело в основном с несовершенной формой хозяйства — промыслом, в то время как агробиология прошла этот этап и в настоящее время имеет дело с более совершенными формами хозяйства — производством.

При таком понимании задач рыбохозяйственной дисциплины содержание центральной проблемы ее — проблемы биологической продуктивности — вполне совпадает с тем содержанием, которое придает этой проблеме Г. С. Карзинкин [18, стр. 339].

В понимании проблемы биологической продуктивности мы всецело стоим на точке зрения Г. С. Карзинкина, и нет надобности повторять все изложенное в его статьях [17, 18]. Мы остановимся лишь на некоторых моментах.

Как правильно отмечает Г. С. Карзинкин, в трактовке проблемы биологической продуктивности в настоящее время наметились два основных направления. Представители одного направления (Л. А. Зенкевич [3, 12, 13], С. Д. Муравейский [22, 23], Г. Г. Винберг [6], В. С. Ивлев [15] и др.) трактуют вопрос как проблему круговорота вещества, баланса вещества, динамики живого вещества и пр., рассматривают продуктивность как абсолютное свойство водоема, как способность воспроизводить продукт для самого водоема, причем рассматривается как живое, так и мертвое. Сторонники второго направления (Г. С. Карзинкин [17, 18], Г. В. Никольский [25, 26] и др.) при трактовке вопроса биологической продуктивности берут за основу воспроизводство водоемом хозяйственно ценного живого биопродукта. В то время как первые при изучении биологической продуктивности исходят «от водоема», т. е. считают, что при изучении круговорота вещества в водоеме тем самым будет изучаться и хозяйственно ценный биопродукт, вторые в

решении проблемы продуктивности исходят «из организма», ведущая роль отводится организму, его потребностям, из проблемы же круговорота вещества берутся только те стороны, которые органически связаны с воспроизводством данного биопродукта.

Отсюда и различное определение биологической продуктивности. Среди представителей первого направления наиболее распространено определение биологической продуктивности в формулировке Л. А. Зенкевича [13]: «Под биологической продуктивностью водоемов мы подразумеваем свойство водоемов воспроизводить органическое вещество в живых организмах». В. И. Жадин [11] к определению Л. А. Зенкевича делает существенное дополнение: «...При этом не следует смешивать два понятия — биологическая продуктивность и биологическая продукция. Если биологическая продуктивность есть свойство водоема, то биологическая продукция представляет собой результат реализации этого свойства вследствие хозяйственной деятельности человека в водоеме». Здесь мы имеем уже известный шаг вперед, так как в качестве одного из элементов, определяющих величину конечного хозяйственно ценного биопродукта, включается форма хозяйства. Но в обоих определениях имеется существенный недостаток. При определении «биологической продуктивности как свойства водоема» авторы ссылаются на близкую формулировку В. Р. Вильямса для определения плодородия почвы. Но, как показал Г. С. Карзинкин, сходство здесь только по форме, а не по существу. В. Р. Вильямс [5], кроме определения плодородия как свойства почвы, дает другое определение: «Способность почвы в той или иной степени удовлетворять растения в этой потребности их в земных факторах жизни носит название плодородия почвы и представляет ее качественное отличие...» Таким образом, продуктивность водоема, по Л. А. Зенкевичу и В. И. Жадину, это не способность водоема удовлетворять организм в его жизненных потребностях, а «свойство водоема обуславливать характер и темп воспроизводства органических веществ в живых организмах», т. е. центр тяжести лежит в водоеме, а не в организме.

Но если продуктивность есть только свойство водоема, то мы лишаемся возможности управлять выходом конечного хозяйственного биопродукта, так как на долю хозяйства остается только скромная роль реализации природных свойств водоема. На самом же деле мы знаем, что из любого водоема при определенной форме хозяйства мы можем получить определенное количество биопродукта. Мы хозяйством создаем продуктивность водоема, иногда вопреки его природным свойствам. Следовательно, формулировка Л. А. Зенкевича и первая часть формулировки В. И. Жадина нуждаются в серьезном исправлении. Соответствующие коррективы введены Г. С. Карзинкиным [18], который дает следующее определение биологической продуктивности водоемов: «Рассматривая воспроизводство как результат единства организма с условиями его существования и учитывая взаимосвязь, взаимозависимость явлений, а также специфику водных организмов, мы определяем способность водоемов удовлетворять жизненные потребности биопродуктов, как свойство водоемов воспроизводить продукт, как продуктивность водоемов». К данному определению следует добавить: «при обязательном включении и формы хозяйства, как элемента среды». Из этой трактовки видно, что в проблеме продуктивности ведущая роль отводится организму, его потребностям.

Кратко резюмируя все изложенное, мы считаем, что:

1. Гидробиология в данный момент не имеет ясности в определении границ науки, ее объекта и теоретических основ.

2. Гидробиология должна рассматриваться как раздел экологии, посвященный водным организмам.

3. Проблема биологической продуктивности водоема является стер-

жневой проблемой раздела агробиологии, посвященного разработке биологических основ хозяйственного использования животных и растительных ресурсов водоемов.

4. Проблема биологической продуктивности водоема должна рассматриваться исходя из конечного хозяйственно ценного биопродукта, обязательно с учетом и формы хозяйства.

Если биологи хотят плодотворно работать в разрешении проблемы биологической продуктивности водоемов, они должны исходить из понимания этой проблемы как центральной проблемы водного раздела агробиологии — рыбохозяйственной науки. Только в таком разрезе их исследования будут иметь определенную практическую направленность, ибо, как сказал Т. Д. Лысенко [21], «верным путем для творческой научной работы является наиболее тесная связь науки с социалистической практикой. Вопросы для научной работы нужно не выдумывать, а брать из практики, из жизни, и разрабатывать их нужно под углом выполнения планового задания».

Литература

1. Абрикосов Г. Г., Беккер Э. Г., Ежиков И. И., Левинсон Л. Б., Матвеев Б. С., Парамонов А. А., Курс зоологии, т. I, 1949.— 2. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. III, 1949.— 3. Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А., Биологическая продуктивность морских водоемов, Зоол. журн., т. XV, вып. 1, 1936.— 4. Верещагин Г. Ю., Лимнология и пути ее современного развития. Исследование озер СССР, вып. 1, 1932.— 5. Вильямс В. Р., Почвоведение, 1947.— 6. Винберг Г. Г., Некоторые вопросы продуктивности озер, Зоол. журн., т. XV, вып. 4, 1936.— 7. Водяницкий В. А., О биологической продуктивности водоемов (по поводу теории В. И. Жадина), Зоол. журн., т. XXIV, вып. 2, 1945.— 8. Водяницкий В. А., О проблеме продуктивности водоемов и о так называемой динамике численности стада рыб, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4, 1951.— 9. Гаевская Н. С., Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи, сб. памяти акад. С. А. Зернова, изд. ЗИН АН СССР, 1948.— 10. Жадин В. И., Современное состояние и задачи гидробиологии в свете учения Вильямса — Мичурина — Лысенко, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 3, 1949.— 11. Жадин В. И., Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод, Жизнь пресных вод СССР, т. III, 1950.— 12. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I, 1951; т. II, 1947.— 13. Зенкевич Л. А., Достижения и перспективы развития советской гидробиологии, преимущественно для морских водоемов, Зоол. журн., т. XXX, вып. 2, 1951.— 14. Зернов С. А., Общая гидробиология, 2-е изд., 1949.— 15. Ивлев В. С., Биологическая продуктивность водоемов, Усп. совр. биологии, т. XXIX, вып. 1, 1945.— 16. Ивлев В. С., Трофология как наука, Природа, № 8, 1948.— 17. Карзинкин Г. С., Теория биологической продуктивности, как рабочая схема, Зоол. журн., т. XV, вып. 2, 1936.— 18. Карзинкин Г. С., О биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4, 1951.— 19. Кузнецов В. В., Что такое проблема биологической продуктивности и как следует работать над ее разрешением, Зоол. журн., т. XXX, вып. 2, 1951.— 20. Лысенко Т. Д., Агробиология, 4-е изд., 1948.— 21. Лысенко Т. Д., Об агрономическом учении В. В. Вильямса, Правда, № 196, 1950.— 22. Муравейский С. Д., Пути построения теории биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн., т. XV, вып. 4, 1936.— 23. Муравейский С. Д., Процесс стока как географический фактор, Изв. АН СССР, сер. геогр., т. X, вып. 1, 1946.— 24. Мурин В., По поводу статьи Г. В. Никольского о численности стада рыб, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4, 1951.— 25. Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1, 1950 — 26. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6, 1950.— 27. Резолюции 2-й экологической конференции в 1950 г. по проблеме «массовые размножения животных и их прогнозы», изд. Киевск. гос. ун-та, им. Т. Г. Шевченко, 1951.— 28. Решения IV совещания по проблемам гидробиологии внутренних вод СССР, состоявшемся в Ленинграде 27—31 марта 1951 г., изд. ЗИН АН СССР, 1951.— 29. Россолимо Л. Л., Задачи и установки лимнологии как науки, Тр. лимнол. ст. в Косине, № 17, 1934.— 30. Скадовский С. Н., Советская гидробиология на новых путях, Вестн. МГУ, № 6, 1948.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ПРОБЛЕМЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ И О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ИХТИОЛОГИИ И ГИДРОБИОЛОГИИ[1]

Т. С. РАСС

Институт океанологии Академии Наук СССР

Дискуссия о проблеме продуктивности, развертывающаяся на страницах Зоологического журнала (XXIX, 6; XXX, 2; XXX, 4), затрагивает каждого ихтиолога и гидробиолога. Этим и объясняется живой отклик, которым был встречен почин Г. В. Никольского.

Л. А. Зенкевич определяет продуктивность (плодородие) «...как свойство водоемов обусловливать тот или иной характер развития вещества в живых организмах и темп воспроизведения этого вещества» [4, стр. 38]. Г. В. Никольский [11] полагает, что этой проблемой подменяют проблему продуктивности стада рыб (стр. 494), которая в значительной мере определяется формой хозяйства (стр. 496), и что «...проблема... „биологической продуктивности водоема" в ее современной постановке рыбной промышленности ничего дать не может и как биологическая проблема вообще не существует» (стр. 496—497). Г. В. Никольскому представляется, что в ихтиологии наметился серьезный перелом в решении рассматриваемой проблемы, тогда как гидробиология в этом вопросе зашла в тупик и задерживает развитие рыбного хозяйства (стр. 494).

Спрашивается, правильно ли, как это делают Г. В. Никольский [11], В. В. Кузнецов [6] и Г. С. Карзинкин [5], считать исследование проблемы биологической продуктивности «от водоема» второстепенным, ограничиваясь практически подходом от населяющих водоем организмов (по Карзинкину [5, стр. 342], «...от биопродукта к продуктивности водоема»)? Нам представляется, что при такой постановке вопроса, на первый взгляд целеустремленной, разрывается единство организма и среды: организмы, населяющие водоем, противопоставляются абиотической среде водоема, которую предлагается изучать во вторую очередь. Это неправильно. Факт реального выражения продуктивности водоема в виде живых организмов не должен затемнять взаимозависимости организмов и среды. Темпы воспроизводства и роста, длительность жизни и динамика численности, а также, в значительной мере, качественный состав организмов, существеннейшим образом зависят от свойств водоема. Например, озера арктической тундры резко отличны в отношении продуктивности от озер тропической области.

Познавая продуктивность через изменения количества организмов, нельзя недооценивать среду, влияющую на эти изменения и не менее важную для решения указанного вопроса. В сложных «биокосных» телах (Вернадский [1]), какими являются почвы и водоемы, продуктивность определяется как организмами, так и абиотической составляющей и, конечно, формой хозяйства, значение которой правильно подчеркивает Г. В. Никольский. Направленные изменения продуктивности могут быть получены путем воздействия на организм или на абиотическую среду,

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

или на то и другое вместе. Поэтому реальны и понятие продуктивности водоема, и понятие продуктивности организмов, хотя видимый итог продуктивности выражается в виде изменений количества живого вещества (биомассы).

Это легко иллюстрировать на примерах из рыбоводства, являющегося той областью рыбного хозяйства, в которой человек в наиболее отчетливой форме изменяет природу. Естественная продуктивность водоемов во много раз повышается здесь, с одной стороны, добавлением в воду удобряющих веществ (т. е. изменением абиотической среды водоема), с другой стороны,— уничтожением бесполезных или вредных для хозяйства видов водных растений и животных и вселением хозяйственно выгодных видов (например, карпа). Спрашивается, чье дело научно обосновывать изменения продуктивности, давать силу практикам-рыбоводам — ихтиологов или гидробиологов? Мы полагаем, что и тех и других.

Комплексная наука гидробиология познает закономерности жизнедеятельности водных организмов; наука ихтиология познает жизнедеятельность, строение, развитие, историю и т. д. рыб. Таким образом, ихтиология частично разрешает гидробиологические вопросы, а гидробиология частично разрешает ихтиологические вопросы. Из этого следует только один вывод — о необходимости теснейшего содружества обеих наук. Примеры хороших результатов такого содружества имеются: они отражены, например, в работах К. В. Воробьева [3], использовавшего гидробиологические исследования в качестве основы для ихтиологических.

Противопоставляя ихтиологию гидробиологии, Г. В. Никольский отмечает успехи первой и бессилие второй в отношении решения практически важных вопросов динамики рыбного стада [11, стр. 494]. Думается, что здесь необходимы некоторые коррективы. Во-первых, естественно, что динамикой рыбного стада занимаются именно ихтиологи, и странно было бы получать о ней сведения от гидробиологов. Во-вторых, вряд ли практики рыбного хозяйства согласятся с Г. В. Никольским в отношении высокой оценки работы ихтиологов: ихтиологии еще многое предстоит сделать, так как она явно не поспевает за бурными темпами перестройки рыбного хозяйства и иногда из науки, обслуживающей хозяйство, превращается в науку, услужающую хозяйству,— вместо того, чтобы вести хозяйство вперед, плетется в хвосте развивающегося промысла.

Советская ихтиология вправе гордиться многими достижениями, способствующими развитию хозяйства и выдвинувшими ее по ряду разделов на первое место в мире. Благодаря широким комплексным исследованиям громадных водоемов советский траловый флот на Баренцовом море, краболовы на Дальнем Востоке, сейнеры на Азовском море получили прочную научную базу для увеличения уловов. Открыты районы размножения и откорма северной сельди. Переселены новые ценные виды рыб (кефаль) в Каспийское море. Разработаны методы прогноза уловов важнейших видов рыб. Разработаны методы интенсивного выращивания рыбы в прудах, позволяющие получать громадные урожаи. Изданы книги, не имеющие себе равных за рубежом; таковы, например, «Система рыб» и «Рыбы пресных вод СССР» Л. С. Берга и коллективный труд «Промысловые рыбы СССР».

Тем не менее социалистическая перестройка нашей страны происходит так быстро, что темпы развития нашей ихтиологии должны быть ускорены. Г. В. Никольский полагает, что «...в результате коллективной работы ихтиологов найдены те исходные позиции, которые позволяют правильно ориентировать наши усилия в деле решения проблемы динамики стада рыб...» [11, стр. 494]. Он иллюстрирует указанное положение данными о плодовитости рыб, являющейся, по его мнению, одним из важ-

нейших моментов, связанных с характером динамики стада, и отражающей прежде всего величину «пресса хищников»[2].

Однако пример, приводимый Г. В. Никольским, не подтверждает правильности исходных позиций. Можно показать, что плодовитость является отражением не только «пресса хищников». Так, например, сильно уничтожаемая хищниками мурманская сельдь имеет сравнительно низкую плодовитость, всего 14,8—23,3 тыс. икринок. Среди корюшковых пожираемая множеством хищников мойва мечет 6,2—13,4 тыс. икринок — столько же, сколько лучше защищенная на начальных стадиях развития (нерест в реках!) онежская корюшка (плодовитость 4—13 тыс. икринок). Среди тресковых сайка, являющаяся основным объектом питания хищников сибирских морей, мечет всего от 9 до 21 тыс. икринок, а гораздо менее страдающая от хищников пикша — от 170 до 1840 тыс. икринок. Приведенные в статье Никольского [11, табл. 1] примеры большей плодовитости рыб Тихого океана недоказательны, так как в них отображен не больший «пресс хищников» в этом бассейне, но более крупная величина тихоокеанских рыб по сравнению с атлантическими.

Плодовитость рыб отражает не только «пресс хищников», но и тип развития, различный в разных по климату и по кормности зонах (Расс [13, 14]), и характер роста, и целый ряд других факторов. Поэтому приведенные Г. В. Никольским примеры различной плодовитости рыб Атлантического и Тихого океанов [11, стр. 490—491] отнюдь не позволяют «...сделать выводы, намечающие направление в решении конкретных практических вопросов...» (стр. 490).

Рассматривая по существу вопрос о колебаниях численности стада рыб и об управлении рыбопродуктивностью водоема, следует помнить четыре основные требования диалектического метода: 1) требование всесторонности, предостерегающее от ошибок и омертвения; 2) требование брать предмет в его развитии, «самодвижении»; 3) требование учета практики; 4) требование конкретности[3].

Ихтиологи и гидробиологи нашей страны идут этим путем, но дискуссия показывает, однако, что указанные требования еще недостаточно вошли в плоть и кровь наук о водных животных. Трудно согласиться с утверждением Г. В. Никольского, будто ихтиология уже нашла пути, а гидробиология еще только ищет. Обе науки имеют большие успехи и в то же время развиваются недостаточно быстро для нужд социалистической перестройки хозяйства.

Очевидно, в частности, что построения Г. В. Никольского не удовлетворяют первому требованию — всесторонности. Очевидно, что всесторонность может быть достигнута только при одновременном рассмотрении организма и среды, без разрыва единства организм — среда, при решении проблемы продуктивности не только от организма, но в равной мере от среды. Особенно ярко значение среды показано нашими растениеводами (Мичурин [8]). «Известно, что организмы тесно связаны с условиями внешней среды, и не только связаны, но и определенным образом пригнаны к среде, в которой они живут» (Лысенко [7, стр. 275]). Несомненно, что познание единства организма и среды достижимо быстрее всего при равноправной, одновременной и совместной работе ихтиологов и гидробиологов, а не при противопоставлении одних другим, как это выходит у Г. В. Никольского.

Рассматривая возможную рыбопродуктивность водоема, можно представить себе совокупность населяющих водоем организмов в виде распределенного в водоеме живого вещества (Вернадский [1]), плотность распределения которого различна для разных видов (разных типов живого вещества). Наибольшее заполнение пространства организмами

---

[2] Вряд ли нужный термин.

[3] См. В. И. Ленин, Соч., т. 32, 1950, стр. 72.

достижимо при заселении его организмами разных видов, разносторонне использующими энергию исходной и создаваемой жизнедеятельностью организмов среды. Мономорфная совокупность организмов не может устойчиво сохранять количество живого вещества, легко достигаемое гетероморфной. Рыбопродуктивность монокультур, как правило, ниже рыбопродуктивности гетерокультур.

Специфичность обычной и возможной плотности населения для разных видов показана экспериментально. В прудовых хозяйствах различающиеся по образу жизни виды рыб дают различные уровни продукции, или различную рыбопродуктивность: хищники (Huro, Pomoxis) дают до 226 кг на 1 га, преимущественно насекомоядные рыбы (Lepomis, Ameiurus) — до 672 кг, преимущественно фитопланктоядные (Carassius auratus, Notemigonus crysoleucas — до 1233 кг (Swingle a. Smith [24]). Это дает приближенно соотношение 1 : 3 : 5.4. В Советском Союзе достигнута значительно бо́льшая продуктивность — до 2000—2500 кг/га и, наивысшая, до 4100 кг/га для культуры карпа (Мовчан [9]). Смешанное выращивание четырех-пяти видов различного образа жизни — планктоядных толстолобиков, растительноядного амура, бентоядных карпа и циррины, практикуемое в Китае (Chen a. Lin [19], Lin [22], Hickling [21]), дает еще более высокую рыбопродукцию — обычно около 3900 кг/га, но и до 5600 кг/га. Очевидно, более высокая продуктивность достигается в последнем случае возможностью совмещения в одном водоеме разных видов, использующих различную пищу и, частично, продукты жизнедеятельности друг друга.

Взаимозависимость различных видов в естественных водоемах может быть подмечена на примерах некоторых водоемов. Так, общий улов рыбы в Северном море изменился за 30 лет, с 1905 до 1936 г., с 9377 тыс. ц до 14 055 тыс. ц (Расс [15]). Большое влияние на запасы рыб оказало развитие техники и экономики промысла. Увеличение улова произошло, в основном, за счет увеличения доли важнейшей планктоядной рыбы — сельди, улов которой вырос с 5379 до 10 332 тыс. ц. Уловы основных бентоядных рыб и хищников — камбалы, пикши, трески за 30 лет сократились на величину от $^1/_4$ до $^3/_5$ улова 1905 г. Можно предполагать, что изменения уловов, вызванные, несомненно, интенсивным промыслом, отражают, с одной стороны, возрастание количества сельди, в связи с сокращением численности ее врагов — хищников и конкурентов — молоди донных и хищных рыб, с другой стороны — развитие техники промысла. Достойно внимания соотношение: увеличение улова сельди приблизительно в 4,4 раза превышает уменьшение улова камбалы, пикши и трески (4953 тыс. ц против 1112 тыс. ц); эта цифра, вероятно, близка к адэкватной замене изъятых промыслом донных и хищных рыб пелагической сельдью. В озере Увильды на Урале, в результате проведенного с 1929 г. вселения новых для его фауны планктоядных рыб — рипуса и сига, изменился состав ихтиофауны и сильно увеличились уловы: с 1040 ц в 1934 г. до 1880 ц в 1944 г. (Померанцев [12], Черфас [18]). Увеличение произошло полностью за счет планктоядных рипуса и сига, давших в 1944 г. около 1013 ц. Улов остальных рыб — плотвы, окуня, щуки, линя, язя, карася — снизился на 173 ц (867 ц против 1040 ц). Улов новых для водоема планктоядных рыб превосходит потерю улова хищников, бентоядных и насекомоядных рыб в 5,8 раза Соотношения количества планктоядных к хищникам и бентоядным 5,4; 4,4; 5,8 представляются цифрами одного порядка и показывают возможности направления изменений рыбопродуктивности водоемов в сторону увеличения ее за счет большей биомассы, достигаемой планктоядными рыбами относительно бентоядных и хищников. Приведенные соотношения касаются неудобренных водоемов, т. е. таких, продуктивность которых в значительной мере определяется их природными свойствами. Удобрением и внесением добавочного корма продуктивность водоемов может быть во

много раз увеличена (Мовчан [9], Raymont [23]), аналогично урожайности почвы. Управление соотношениями различных видов в водоеме реально осуществимо не только путем рыбоводства, но и путем рационального вылова определенных количеств разных видов и применения разного типа орудий лова (Тюрин [16, 17]).

Таким образом, стоящая перед ихтиологами и гидробиологами проблема продуктивности водоемов представляется вполне реальной и решение ее применительно к заданному водоему дает практикам ответ на вопросы: 1) о возможном улове рыбы при нерегулируемом промысле; 2) об улове при регулировании промысла и перестройке ихтиофауны; 3) об улове при дополнительном удобрении и повышении кормности водоема.

Очевидно, что проблема продуктивности разрешима при совместной работе ихтиологов и гидробиологов, при анализе явления продуктивности во всей его полноте, не от организма и не от водоема, а от организма и от водоема. Очевидно, что при решении этой проблемы необходимо в полной мере учитывать свойства водоема (среду), свойства интересующего организма и деятельность человека. Односторонний подход неизбежно приводит к очень тяжелым ошибкам.

Советские ихтиологи и гидробиологи имеют на своем вооружении исключительной силы оружие — диалектический метод; они имеют также небывалые возможности постановки исследований, обусловленные социалистическим строем. Это дает им огромные преимущества перед зарубежными учеными, и любая научная проблема у нас может быть решена быстрее и правильнее, чем в зарубежных странах.

Литература

1. Вернадский В., Биосфера, 1926.— 2. Водяницкий В., О проблеме продуктивности водоемов и о так называемой динамике численности стада рыб, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4, 1951.—3. Воробьев К., Бентос Азовского моря, Тр. АзчерНИРО, 13, 1949.—4. Зенкевич Л., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1, 1951.— 5. Карзинкин Г., О биологической продуктивности водоемов, Зоол. журн., XXX, вып. 4, 1951.— 6. Кузнецов В., Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее решением, там же, т. XXX, вып. 2, 1951.—7. Лысенко Т., Агробиология, 2-е изд., 1948.—8. Мичурин И., Соч., т. III, О влиянии внешней среды, 1948.— 9. Мовчан В., Экологические основы интенсификации роста карпа, Киев, 1948.—10. Никольский Г., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1, 1950.—11. Никольский Г., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, там же, т. XXIX, вып. 6, 1950.— 12. Померанцев Г., Озеро Увильды и условия акклиматизации в нем сиговых, Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ, IV, 1949.— 13. Расс Т., Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей, М., 1941.— 14. Расс Т., О периодах жизни и закономерностях развития и роста у рыб, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1948.— 15. Расс Т., Мировой промысел водных животных, М., 1948.—16. Тюрин П., Как улучшить качественный состав рыбных запасов в лещевых озерах, Рыбн. хоз-во, № 10-11, 1946.— 17. Тюрин П., Динамика рыбных запасов в оз. Ильмень и первоочередные рыбохозяйственные задачи, там же, № 12, 1947.—18. Черфас Б., Рыбоводство в естественных водоемах, М., 1951.—19. Chen C. a. Lin S., The fish-fry industry of China, Bull. Chekiang. Prov. Exp. St., 1 (4), 1935.—20. Gross F., Marshall S., Raymont J., Orr A., An experiment in marine fish cultivation, Proc. Roy. Soc. Edinburgh, sect. B, LXIII, 1947.—21. Hickling C., Fish farming in the Middle and Far East, Nature, 161, 1948.—22. Lin S.. Fish culture in ponds in the new territories of Hong-Kong, J. Hong Kong Fish. Res. St., 1 (2), 1940.—23. Raymont J., A fish farming in Scottish sealochs, J. Mar. Res., VI (3), 1947.— 24. Swingle E. a. Smith E., The managements of ponds for the production of game and pan fishes, A symposium on hydrobiology, Wisconsin, 1941.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ПРОБЛЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ И ЕЕ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВАНИЙ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА [1]

И. Б. БИРМАН

Амурское отделение Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии

Содержание статьи Г. В. Никольского, опубликованной в шестом выпуске «Зоологического журнала» за 1950 г. [6], является последовательным развитием системы взглядов, изложенной тем же автором во введении к его «Частной ихтиологии» [7] и статье «О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб» [5]. Значение указанных статей для разработки биологических основ рационального рыбного хозяйства весьма велико.

Последняя статья Никольского, содержащая критику гидробиологии и в основном так называемой проблемы биологической продуктивности водоемов, вызвала довольно бурную реакцию со стороны гидробиологов. К сожалению, первые опубликованные выступления гидробиологов в ходе начавшейся дискуссии [2, 3] страдают недостатком самокритики и направлены главным образом на защиту «чести мундира» гидробиологии, которую Никольский собирается якобы «закрыть», «ликвидировать».

Чтобы отстоять права гражданства проблемы биологической продуктивности водоемов как генеральной проблемы гидробиологии и тем самым отстоять компетенцию последней в решении проблемы численности стада рыб, Л. А. Зенкевич считает достаточным переменить формулировку самого понятия «биологическая продуктивность водоемов», но при этом под новой вывеской остается старая метафизическая сущность. «Под биологической продуктивностью водоемов мы разумеем,— пишет Л. А. Зенкевич [2],— свойство водоемов воспроизводить органическое вещество в живых организмах». Такая формулировка явным образом игнорирует видовую биологическую специфику самих организмов и, в сущности, отрывает организм от среды. Каково же реальное значение так называемого свойства водоемов воспроизводить в организмах органическое вещество, если в одном и том же водоеме организмы разных видов растут и воспроизводят себя по-разному, обнаруживая в этом свое активное восприятие условий среды, свои специфические видовые особенности. В своей основе и в конечном результате решение проблемы численности стада рыб есть правильное, диалектико-материалистическое решение в применении к рыбе проблемы организм — среда.

Трактовка Л. А. Зенкевичем и другими гидробиологами проблемы биологической продуктивности водоемов, объективно говоря, содержит в своей основе представление о виде и его свойствах как о продукте только одностороннего воздействия среды — нечто вроде той гальки на морском берегу, которую непрерывно шлифуют волны, придавая ей все новую и новую форму.

Совершенно очевидно, что мыслимое гидробиологами безотносительно к свойствам и в том числе воспроизводительной способности того или

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

иного конкретного вида так называемое свойство водоемов воспроизводить в организмах органическое вещество — есть абстракция. Реально же существует только свойство живых организмов строить и воспроизводить себя строго определенным образом в конкретных ассимилируемых ими условиях данного водоема. Это свойство является, безусловно, одним из главных элементов биологической специфики вида, и характеристика последнего должна считаться далеко не полной, если в ней нет характеристики типа его воспроизводства.

Нам представляется поэтому бесспорным, что наука, ставящая перед собой цель разработки методов усиления воспроизводства стада рыб и управления процессом воспроизводства, должна в решении этой задачи исходить в первую очередь не из свойств водоема, а из знаний свойств самих организмов, определяющих использование этими организмами физико-химических и биотических условий среды для своего развития и воспроизводства.

Впрочем, необходимость именно такого подхода к решению проблемы численности рыб невольно подтверждают и сами гидробиологи. Так, полемизируя с Никольским по поводу высказываемого последним мнения, что основным моментом, определяющим величину поголовья стада, является обеспеченность его популяции кормом, и понимая это положение механистически, В. В. Кузнецов [3], не видя, что опрокидывает этим значительную часть своих аргументов в защиту проблемы биологической продуктивности водоемов, указывает на то обстоятельство, что рыбопромысловая продукция Белого моря значительно ниже таковой Баренцова моря, хотя продуктивность ряда главнейших пищевых объектов, главным образом ракообразных, в Белом море значительно выше. Нетрудно, таким образом, убедиться в том, что, исходя только из величины биомассы организмов, служащих пищей для рыб, еще нельзя оценивать рыбопродуктивность водоема. Поэтому мы полностью присоединяемся к мнению Г. В. Никольского, что с точки зрения интересов рыбного хозяйства проблема биологической продуктивности водоемов в той трактовке, какую ей дают гидробиологи,— бесплодна и что ведущей проблемой, которую следует разрешать в интересах рыбного хозяйства и решение которой несомненно даст в руки исследователя возможность управлять динамикой стада рыб, является проблема продуктивности стада рыб. Трактовка этой проблемы Г. В. Никольским, на наш взгляд, уже вполне четко определяет и подход к ее решению.

Главным в этой проблеме являются поиски и теоретическое обоснование путей управления динамикой стада. Бесполезно даже приступать к решению этой задачи, рассматривая динамику стада лишь как результат одностороннего воздействия среды. Если под термином «динамика стада» понимать не беспорядочную пульсацию численности, зависящую главным образом от случайного незакономерного влияния тех или иных факторов среды, а закономерные изменения состояния стада, то в основе этих изменений, как нетрудно убедиться на примере, скажем, осенней кеты Амура, кроется не что иное, как взаимообусловленность количественных и качественных показателей стада. Изменение численности стада влечет тотчас же за собой изменение его качественного состояния, и наоборот. При этом изменения качественных показателей стада возникают как результат взаимодействия природных морфобиологических свойств вида со средой при данной численности стада. При каждом новом изменении численности стада взаимодействие природных свойств организмов вида со средой меняется, в результате чего меняются качественные показатели стада.

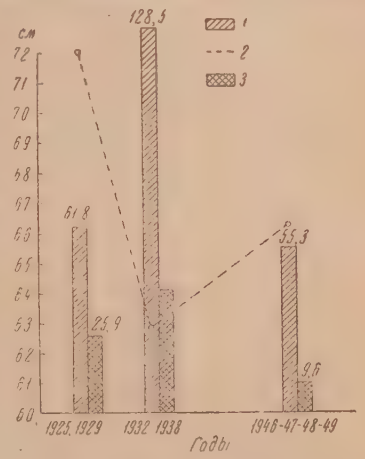
Как установлено нами, увеличение численности осенней кеты в Амуре влечет за собой ухудшение темпа роста рыб и, следовательно, уменьшение их линейных размеров, веса и плодовитости. С другой стороны, замедление роста вызывает удлинение сроков созревания поколе-

ний, в результате чего в нерестовых стадах заметно возрастает число возрастных групп, и соотношение последних характеризуется значительным увеличением процента старых рыб; это видно из приводимой таблицы.

Колебания уровня запасов осенней кеты и процентное соотношение возрастных групп в ее нерестовых стадах

Годы	Средний годовой улов в % к многолетней средней	Соотношение возрастных групп в %					
		2+	3+	4+	5+	6+	7+
1923—1926 . .	84	8,2	65,1	23,7	3,0	—	—
1929—1935 . .	121	4,3	57,1	31,8	5,7	1,0	0,1
1937—1941 . .	118	1,1	61,7	27,8	0,6	0,6	0,1
1946—1950 . .	56	13,7	72,4	13,7	0,2	—	—

В результате воспроизводительная способность стада снижается, темп воспроизводства запасов замедляется и общий уровень запасов падает. Падение же общего уровня запасов осенней кеты тотчас же (естественно, при неизменном общем количестве и качестве корма) влечет за собой ускорение роста рыб, увеличение их средних размеров, а значит и плодовитости. Сроки созревания поколений сокращаются, в результате чего число возрастных групп уменьшается, причем уменьшается одновременно и удельный вес рыб старших возрастных категорий. Естественно, что этот процесс обуславливает восстановление воспроизводительной способности стада и усиление темпа воспроизводства, сказывающегося в увеличении численности (см. рисунок).



Изменения роста, возрастного состава и численности осенней кеты в Амуре

1 — средний улов в процентах к многолетней средней, 2 — средняя длина четырехлеток, 3 — процентное содержание рыб старше четырехлетнего возраста

Такова динамика стада осенней кеты Амура, такова она, несомненно, и у летней кеты, с той только разницей, что у последней из-за более медленного роста по сравнению с осенней кетой и меньшей плодовитости периоды депрессии численности глубже и продолжительность их больше, а восстановление стада идет более медленными темпами. По всей видимости, здесь играют также известную роль и меньший, чем у осенней кеты, район распространения в бассейне Амура и некоторые другие факторы.

Биологический смысл и приспособительное значение описанной нами взаимообусловленности численных и качественных показателей стада состоит, с одной стороны, в недопущении нарушения определенного соотношения между численностью вида и численностью кормовых организмов и, с другой стороны, в недопущении ухудшения качественных показателей до пределов, способных подорвать регуляторную и воспроизводительную способность вида. В этом случае падение численности, до известных, разумеется, пределов, есть не фактор, грозящий существованию вида, а напротив, фактор, обеспечивающий его сохранение и даль-

нейшее успешное воспроизводство. Словом, чтобы сохранить высокую численность, вид должен сохранить высокие качественные показатели особей, слагающих популяцию, определяющие его воспроизводительную способность. С другой стороны, чтобы качественные показатели, а значит, и воспроизводительная способность вида, оставались на высоком уровне, численность кормящихся особей должна оставаться на уровне, соответствующем наличным кормовым ресурсам районов нагула, темпу воспроизводства стада кормовых организмов.

Пища, бесспорно, играет здесь роль фактора, лимитирующего численность стада, но влияние его отнюдь не прямое. Оно опосредуется через качественные показатели рыб, т. е., в конечном счете, через воспроизводительную способность стада. Нельзя также представлять себе дело таким образом, что воспроизводительная способность стада зависит исключительно от абсолютного количества пищи.

Мы вовсе не думаем, что в океане лососям недостает пищи. Напротив, мы полагаем, что пищи этой много, в противном случае трудно было бы понять, чем могут поддерживаться свойственные кете и особенно горбуше скороспелость и быстрый темп пополнения. Дело здесь не в количестве корма, а в постоянно меняющемся соотношении между численностью скатывающихся из рек популяций кеты и численностью кормовых организмов, причем последняя может быть стабильной и постоянно высокой.

Могут возразить, что, следовательно, численность стада лимитируется в основном не количеством пищи, достающейся отдельной особи, но условиями размножения, определяющими урожайность отдельных популяций. Но это будет неверно. Условия размножения могут, скажем, быть на протяжении ряда лет весьма благоприятными, в результате чего в море год за годом на смену прежним малочисленным стадам скатятся мощные популяции молоди, но при одном и том же количестве пищи особи более мощных популяций будут расти медленнее и созревать в более поздние сроки. Это обстоятельство обусловит падение воспроизводительной способности стада, и в дальнейшем при столь же благоприятных условиях размножения численность стада пойдет на снижение.

Могут также сказать, что для таких рыб, как тихоокеанские лососи, пищевой фактор может играть господствующую роль только в том случае, если допустить относительную ограниченность районов нагула и их постоянство. На это можно ответить, что районы нагула лососей в морских водах, конечно, велики, но стада лососей, привязанные в своем размножении к определенным рекам, несомненно, и в море имеют постоянные относительно ограниченные районы нагула, в противном случае необъясним был бы и возврат этих стад в материнские реки. Во всяком случае, еще никем не доказано обратное, а для европейского лосося уже установлены, как известно, весьма ограниченные районы нагула. Кроме того, надо иметь в виду, что в то время как малочисленные стада в пределах района нагула занимают сравнительно небольшие и, видимо, наиболее кормные участки, стада большой численности вынуждены в пределах того же района распространяться шире, заняв и участки, сравнительно бедные кормом.

Кстати, поскольку богатство водоема пищевыми ресурсами и характеризует его биологическую продуктивность, а рыбопромысловая продуктивность водоема является, по мнению гидробиологов, исключительно функцией его биологической продуктивности, то непонятны возражения В. В. Кузнецова против оценки Г. В. Никольским пищевого фактора как господствующего в определении поголовья стада. Непонятно также, почему Кузнецов полагает, что для того, чтобы считать его господствующим, надо доказать, что в водоеме всегда имеется недостаток пищи. Пищи может быть и много — с точки зрения исследователя, опе-

рирующего цифровыми показателями биомассы организмов, но оценку достаточности или недостаточности корма можно дать только посредством показателей, характеризующих превращение этого корма в тело рыбы, т. е. показателями роста, упитанности, плодовитости и темпов созревания последней.

Впрочем, В. В. Кузнецов вообще отказывается понять, каким образом пища может воздействовать на воспроизводительные свойства организмов и, в частности, на плодовитость рыб, хотя очень хорошо известно, что у рыб в пределах популяции вида плодовитость строго коррелирует с длиной тела, т. е., в конечном счете, зависит от условий нагула, определяющих темп роста особей. Что же касается ссылки В. В. Кузнецова на то, что в природе повышение плодовитости на единицу веса связано с замедлением роста, а падение плодовитости на единицу веса с ускорением роста, то она совершенно неуместна. Прогнозируя численность стада рыб, ихтиологи исходят не из плодовитости на единицу живого веса, а из показателей абсолютной индивидуальной и видовой плодовитости. Как справедливо отметил С. А. Северцов [8], показатель плодовитости на единицу живого веса практически вообще не имеет никакой ценности.

Представление о роли природных свойств организмов, слагающих популяции, как о факторах, определяющих, во взаимодействии со средой, качественные показатели стада и, в конечном итоге, его воспроизводительную способность, дает основания сказать, что обеспечить получение высокой и устойчивой численности промысловых рыб невозможно только при помощи мероприятий, улучшающих условия размножения и обеспечивающих, следовательно, высокую урожайность молоди. Наряду с этим необходимо оказать и воздействие на воспроизводительную способность покровительствуемого объекта в сторону ее повышения, т. е. нужно позаботиться о том, чтобы особи нового поколения быстро росли и созревали. Это и будет в подлинном смысле слова управление динамикой стада.

Однако достижение высокой и устойчивой продуктивности стада рыб мыслимо лишь при правильном его использовании, и, несомненно, совершенно прав Г. В. Никольский, включая в среду хозяйственно используемого вида, в качестве важнейшего элемента, и форму хозяйства. Если форма и интенсивность хозяйственного воздействия не могут стать элементом среды вида, то такое воздействие неминуемо приведет к разрыву единства организма и среды, т. е. к уничтожению вида.

Достаточно следующего примера. В Амуре осенняя кета промышляется в настоящее время от северной границы Амурского лимана до Хабаровска и выше. Если в лимане Амура промысел лососей более или менее стабилен, как в смысле его оснащенности, так и в смысле дислокации, то о промысле в самом русле Амура этого сказать нельзя. Да и характер промысла в этих районах различен: в лимане Амура промысел пассивный, в Амуре же — промысел активный, подвижной. По всей видимости, он оказывает на запасы кеты более сильное влияние, чем промысел в лимане Амура.

Особенно сильное давление промысла испытывают, естественно, стада осенней кеты, идущие на нерест в притоки верхнего участка нижнего течения Амура.

Значительная удаленность этих рек от моря, т. е., другими словами, значительная протяженность миграционных путей, преодолеваемых кетой указанных рек в период нерестового хода и ската в море, способствовала формированию у этих рыб высоких качественных показателей. Они обладают в сравнении с кетой низовых притоков Амура более высоким природным темпом роста, а отсюда значительно бо́льшими размерами и плодовитостью, и, естественно, представляют наиболее продуктивную часть всего амурского стада осенней кеты.

Неудивительно поэтому, что указанные реки всегда имели значение главных питомников осенней кеты в бассейне Амура.

С другой стороны, если осенняя кета Амура превосходит по своим качествам кету других рек бассейна Тихого океана, то именно благодаря наличию в составе ее стада группировок, связанных в своем размножении с бассейнами притоков Амура. Падение численности этих группировок ухудшает качественные показатели всего стада. Не исключено, например, что очень крупные средние размеры осенней кеты в 1907—1908 гг. (Солдатов [9]), когда численность последней была намного выше современной, обусловлены были большей, чем в наше время, относительной численностью рыб в бассейне Уссури и других реках, впадающих в Амур несколько выше и ниже Хабаровска.

Таким образом, интенсивная деятельность лососевого промысла в русле Амура выше Николаевска должна считаться нежелательной не только потому, что она в некоторые годы препятствует достаточному заходу производителей в нерестовые реки, но также, и главным образом, потому, что она особенно неблагоприятно отражается на численности наиболее продуктивной и наиболее ценной в качественном отношении части амурского стада осенней кеты. Несомненно, что прекращение промысла в указанном районе способствовало бы быстрому увеличению стад осенней кеты бассейна Уссури и других названных рек, а тем самым и усилению воспроизводства всего амурского стада в целом. Таким образом, только одной перестройкой географического размещения промысла мы можем изменить качественные показатели стада и его продуктивность.

Интересы дальнейшего развития социалистического рыбного хозяйства, задача превращения его в такую форму хозяйства, где все процессы были бы подчинены нашему управлению и контролю, несомненно диктуют необходимость критического пересмотра теоретических основ проблемы численности стада рыб. Дискуссия, развернувшаяся вокруг поднятых Г. В. Никольским вопросов, имеющих большое народнохозяйственное значение, должна помочь вскрытию ошибочных установок, имеющих место как в гидробиологии, так и в ихтиологии, внедрению диалектико-материалистической методологии в эти дисциплины и приблизить их к решению актуальных практических проблем, стоящих перед рыбным хозяйством.

Литература

1. Бирман И. Б., Качественные показатели стад и динамика численности осенней кеты Амура, Изв. Тихоок. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, т. 35, 1951.—2. Зенкевич Л. А., Достижения и перспективы развития советской гидробиологии, преимущественно для морских водоемов, Зоол журн., т. XXX, вып. 2, 1951.—3. Кузнецов В. В., Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее решением, там же, т. XXX, вып. 2, 1951.—4. Монастырский Г. Н., О типах нерестовых популяций рыб, там же, т. XXVIII, вып. 6, 1949.—5 Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, там же, т. XXIX, вып. 1, 1950.—6. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме биологической продуктивности водоемов, там же, т. XXIX, вып. 6, 1950.—7. Никольский Г. В., Частная ихтиология, 1951.—8. Северцов С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, 1941.—9. Солдатов В. К., Исследование биологии лососевых Амура, Рыбн. промыслы Дальнего Востока, 1912.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О РЕГРЕССИВНЫХ ЯВЛЕНИЯХ У ПЕЩЕРНЫХ ATYIDAE

С. М. ЮЗБАШЬЯН

Тбилисский педагогический институт им. А. С. Пушкина

1. О двух направлениях в истории изучения проблемы регрессивной эволюции и задачах настоящего исследования

Одной из основных проблем эволюционного учения является проблема регрессивного развития. Материалистически мыслящие биологи усматривают первопричину регрессивных изменений организмов в изменениях условий их существования, тогда как идеалисты всех толков и направлений в корне отрицают какую-либо причастность этих условий к явлениям регресса и объясняют их всякого рода автогенетическими концепциями. Основоположники эволюционного учения Ламарк и Дарвин прекрасно понимали значение регрессивных процессов в историческом развитии организмов. Исходя из основного положения своего учения о передаче по наследству изменений, приобретаемых организмами в определенных условиях их жизни, Ламарк считал, что «постоянное неупотребление органа неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение» [10]. Дарвин [6] писал, что «неупотребление органов ведет к их уменьшению и что результаты неупотребления могут передаваться по наследству. Слабые изменения могут вести постепенно все к большему и большему недоразвитию органа, пока, наконец, он не станет рудиментарным, как, например, глаза животных, живущих в пещерах, и крылья птиц, живущих на океанических островах». Дарвин указывал на широкую изменчивость рудиментарных органов, объясняя ее выпадением этих органов из-под контроля естественного отбора вследствие их бесполезности.

Положения Ламарка и Дарвина о регрессивном развитии и редукции органов нашли свое дальнейшее развитие в трудах В. О. Ковалевского, который, изучая третичных копытных, нашел, что у них произошли глубокие изменения в строении конечностей, тесно связанные с изменившимися условиями среды — появлением и распространением травянистой растительности. Эти изменения выразились в переходе от стопохождения к пальцехождению и превращения пятипалой конечности путем редукции боковых пальцев в двупалую или однопалую, причем в одних случаях это привело к целесообразному переустройству конечности, а в других — к нецелесообразному (адаптивные и неадаптивные типы). Рассматривая вопрос о переходе от трехпалости к однопалости у лошадиных, В. Ковалевский писал, что для полного исчезновения боковых пальцев «надо сначала сделать их бесполезными, иначе не будет причин им пропадать, бесполезными же они могут сделаться только в одном случае, именно, когда перестанут касаться земли; значит вся задача сводится первоначально на это — на отделение боковых

пальцев от земли» [9][1]. Последнее осуществилось в результате прогрессивного развития первой фаланги среднего пальца. Несмотря на огромное значение исследований В. О. Ковалевского для правильного понимания регрессивных явлений в животном мире, в дальнейшем исследователи, работавшие в этой области, не применяли их в своих изысканиях. Основная причина, направившая мысль исследователей по иному пути, лежала в появлении в 80-х гг. нового течения, получившего впоследствии название «неодарвинизма» и заявившего свои права на разрешение всех основных эволюционных проблем, в том числе и проблем регрессивной эволюции.

Основоположником неодарвинизма, как известно, был А. Вейсман, объявивший поход против принципа наследования приобретенных признаков. В связи с этим он развил учение об особом наследственном веществе, или «зародышевой плазме». Редукцию органов Вейсман пытался первоначально объяснить «панмиксией», но позже, под влиянием критики, он выдвинул новую гипотезу — зачаткового отбора. Гипотеза эта не встретила особого сочувствия, но сама идея о зародышевой плазме имела большой успех и легла в основу всякого рода автогенетических и антидарвинистических теорий.

Одной из них является так называемая теория преадаптации, основоположник которой — Кено (Cuénot [34]) отрицает роль среды в образовании приспособлений. В силу внутренних причин приспособления возникают у предков как случайные мутации и открывают потомкам возможность перехода в новые местообитания в соответствии с этими приспособлениями. Таким образом, сначала приспособление, а затем уже подходящая среда, «форма возникает независимо от среды» — таково основное положение этого течения. Один из видных сторонников его — Парр (Parr [39]) считает, например, что предки лошади, после того, как направление их филогенеза обусловило преобразование их четырехпалой конечности в однопалую, активно подыскали себе новую среду с твердой почвой, которая соответствовала их преобразованной конечности.

Подобным же образом преадаптационисты толкуют происхождение характерных для многих пещерных животных регрессивных изменений органов, например органов зрения, депигментацию покровов и т. п. По теории преадаптации особенности эти возникли в порядке мутаций еще у наземных предков пещерных форм, после чего последовало внедрение их в пещеры, как подходящую для них среду. Дальнейшее развитие этого положения об отсутствии связи между редукцией и условиями среды привело биоспеолога Колосвари (Kolosvary [38]) к прямому утверждению, что редукция — это общее органическое явление, независимое от каких-либо воздействий среды и обусловленное лишь внутренней, заложенной в самом организме тенденцией к редукции.

«Теория редукции» Колосвари весьма показательна, как пример тупика, в который заходит ученый, идущий по пути метафизической и идеалистической реакции. Но совершенно так же обстоит дело и с любой другой концепцией, рассматривающей те или иные явления у живых существ в полном отрыве от окружающей среды, от условий их существования. С подобным подходом к организмам не могла мириться мысль биологов, считавших закономерным искать первопричину изменений растений и животных в изменениях условий их существования. В связи с этим идеи А. Вейсмана встретили многочисленные возражения. Критиками Вейсмана были приведены многочисленные данные в доказательство наследования приобретенных свойств. Однако эти доказательства носили преимущественно косвенный характер. В дальнейшем в целях получения прямых доказательств были проведены многочисленные опыты, породившие весьма объемистую литературу.

В нашу задачу не входит рассмотрение этой литературы, цитируемой во многих работах и специальных сводках по данной проблеме. Значительная часть указанных опытов излагается в работе П. П. Сахарова, в которой можно найти и указания на соответствующую литературу [17]. Для нас важно лишь отметить, что все эти экспериментальные исследования не создали в широких кругах биологов ожидаемого перелома в сторону признания возможности наследования приобретенных свойств. Не говоря уже о представителях разных идеалистических и автогенетических течений и генетиках-морганистах, весьма сдержанное отношение к ним было проявлено со стороны даже таких биологов, которые по своему мировоззрению стояли на противоположных позициях.

Острую борьбу против автогенеза вел акад. А. Н. Северцов, который доказывал, что «причины филетических изменений в организации животных следует искать в

---

[1] О том, что телеологический стиль В. О. Ковалевского, выраженный в данной цитате, ни в какой мере не свидетельствует о склонности великого палеонтолога к телеологии, см.: Л. Ш. Давиташвили, История эволюционной палеонтологии. 1948, стр. 79—82.

изменениях внешней среды» [18]. Этими изменениями обуславливаются и явления дегенерации, или морфо-физиологические изменения регрессивного характера. При этом Северцов подчеркивал, что «органы атрофируются не тогда, когда перестают функционировать, а тогда, когда они становятся биологически бесполезными для их обладателей». А. Н. Северцов разработал теорию филэмбриогенеза, согласно которой источником как прогрессивных, так и регрессивных изменений организмов являются изменения, возникающие на том или ином этапе их онтогенеза. Изменения эти бывают двоякого рода — положительные и отрицательные. С последними связана редукция органа. Следует заметить, что наряду с этим А. Н. Северцов не был склонен к установлению связи между появлением указанных эмбриональных изменений и неупражнением соответствующих органов взрослых животных. Вообще А. Н. Северцов считал, что принцип неупражнения, за немногими исключениями, несостоятелен для объяснения регрессивной эволюции.

Исследования А. Н. Северцова послужили для ряда советских биологов стимулом к изучению онтогенеза рудиментарных органов. Таковы работы Б. С. Матвеева [13], Д. М. Федотова [20—22], И. И. Ежикова [8], И. Ф. Труханова [19], А. А. Машковцева [14], С. М. Юзбашьяна [24—31]. Отметим еще работы Шмальгаузена [23], который, исходя из положений формальной генетики и механики развития, неправильно считает, что редукция органа происходит вследствие нарушения морфогенетических реакций, обусловленного беспорядочным накоплением мутаций. Это имеет место при выпадении органа из-под контроля естественного отбора в связи с утерей им своего биологического значения. Таким образом, Шмальгаузен приписывает мутациям роль ведущего фактора в редукции органов. Мутации, как мы видели выше, играют очень важную роль в построениях сторонников так называемой теории преадаптации, а также ряда других авторов, преимущественно зарубежных, рассматривающих редукцию органов как результат отдельных случайных мутаций и исходящих из хромосомной «теории» наследственности.

Однако взгляды всех этих авторов, независимо от того, исходят ли они из единичных мутаций или из их беспорядочного массового накопления, не выдерживают критики. И это не только потому, что возможность объяснения регрессивного развития органов, как строго закономерного процесса, на основе совершенно случайных, независимых от внешних условий, мутаций, представляется невероятной. Блестящие достижения И. В. Мичурина и его последователей во главе с акад. Т. Д. Лысенко по направленной переделке наследственных свойств растений выявили в полной мере правильность исходных положений мичуринской критики вейсманизма-морганизма. На сессии ВАСХНИЛ [11] в августе — 1948 г. было представлено множество доказательств сугубой ошибочности фундамента вейсманизма — хромосомной «теории» наследственности. Известно также, что цитологическая основа этой теории — положение о морфологической непрерывности хромосом в ряду клеточных делений — оказалась весьма призрачной, как это установлено исследованиями П. В. Макарова [12] и других советских ученых. Значение всех этих достижений советской биологической науки огромно, ибо они окончательно подрывают основу многочисленных возражений против принципа наследования приобретенных признаков и тем самым открывают возможность плодотворной работы во всех областях биологии, в том числе и в области биоспеологии, о которой у нас идет речь в дальнейшем.

Предварительно следует заметить следующее. По сравнению с наземной средой с ее сложным комплексом абиотических и биотических условий, многие из которых подвержены значительным колебаниям и изменениям (суточным, сезонным и т. д.), пещеры представляются значительно более простой и постоянной средой обитания, поскольку жизнь в них протекает при отсутствии света, а стало быть, и растений, при почти постоянной температуре и весьма часто столь же постоянной высокой влажности. С этими особенностями условий жизни в подземной среде мы связываем широко распространенные у обитателей этой среды регрессивные явления. Как говорил В. О. Ковалевский, для регрессивного развития и исчезновения органов «надо сначала сделать их бесполезными, иначе им не будет причины пропадать». В полном созвучии с этим стоят следующие слова И. В. Мичурина: «Если организация расте-

ния такова, какова она есть, то это потому, что каждая его подробность исполняет известную функцию, возможную и нужную только при данных условиях. Изменились эти условия — функция станет невозможной или ненужной и орган, выполняющий ее, постепенно атрофируется» [15] (разрядка наша.—*С. Ю.*).

При переходе наземного животного к жизни в упрощенных условиях подземной среды неизбежна утеря теми или иными органами своего полезного значения в связи с тем, что функция их в этих условиях становится «невозможной или ненужной». Непосредственным результатом этого является постепенная атрофия данных органов. Биоспеология дает нам весьма яркие доказательства правильности этого положения, равноценные прямым экспериментальным доказательствам. Дело в том, что строгое постоянство внешних факторов в пещерной среде позволяет сравнивать обитателей этой среды с объектами наших лабораторных экспериментов, посвященных изучению постоянного действия на организм того или иного из этих факторов. Пещера — это как бы природная лаборатория, отличающаяся, однако, весьма выгодно от наших лабораторий еще и в том отношении, что действие данного фактора происходит на протяжении таких периодов времени, продолжительность которых измеряется десятками и сотнями тысячелетий. Это весьма важное обстоятельство, значение которого станет понятным, если мы примем во внимание, что, как говорил Дарвин, «измененные условия существования требуют продолжительного времени для обнаружения своего накопленного влияния» [7].

В силу этих особенностей любой обитатель пещеры может рассматриваться в качестве объекта грандиозного, как бы самой природой поставленного эксперимента. Однако подвести итоги этому эксперименту возможно лишь в том случае, если мы имеем вполне ясное представление об исходном наземном предке данной пещерной формы, о первоначальном состоянии тех ее признаков и органов, которые у нынешних потомков более или менее редуцированы. В подобных случаях изучение регрессивных изменений приводит нас к не менее убедительным выводам, чем самые тщательные и широко поставленные в лабораторных условиях опыты. Выводы эти не оставляют никакого сомнения в том, что регрессивное развитие органов пещерных животных является результатом измененных условий жизни и происходит на основе наследования вызванных ими адэкватных изменений данных органов. Иначе говоря, мы получаем прямое экспериментальное подтверждение правильности принципа наследования приобретенных признаков. Задачей настоящей работы является иллюстрирование сказанного на примере небольшой креветки из сем. Atyidae, обитающей в водоемах карстовых пещер западной Грузии и Балканского полуострова и известной под названием Troglocaris schmidti, о наземных предках которой мы имеем вполне достоверные сведения.

2. Систематическое положение пещерной креветки

Согласно Бувье (Bouvier [32]), пещерная креветка относится к паратиевой серии семейства Atyidae. Представители этой серии, включающей примитивный род Paratya и пещерные роды Troglocaris и Palaemonias, отличаются наличием на переднем крае головогрудного щита пары «надглазничных» шипов. Последний род обладает еще парой так называемых «птеригостомиальных» шипов на передне-нижнем углу щита и парой «подглазничных» шипов. У европейской формы Troglocaris «подглазничные» шипы имеются, тогда как у закавказской креветки они отсутствуют. Бирштейн [5] относит эту креветку к европейскому виду в качестве особого его подвида под названием Tr. schmidti kutaissiana. Если, однако, исходить из различий в конфигурации переднего края головогрудного щита, которые Бувье считает достаточными для различения не только родов, но и целых серий, то мы окажемся вправе отнести нашу креветку (рис. 1) не только к особому виду, но даже и к другому роду (рис. 2, 3, 4).

К статье С. М. Юзбашьян

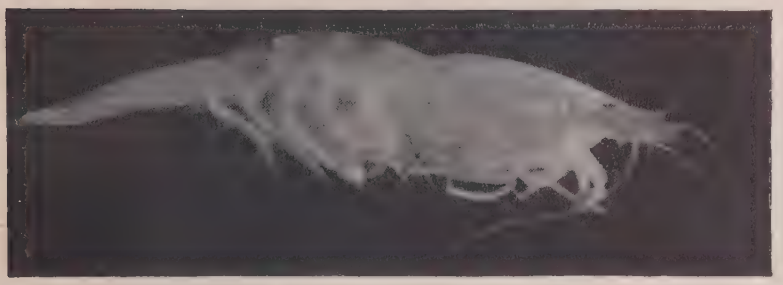


Рис. 1. Troglocaris kutaissiana kutaissiana. ♀ с яйцами на плеоподах. Длина тела 26 мм (из кутаисской пещеры).

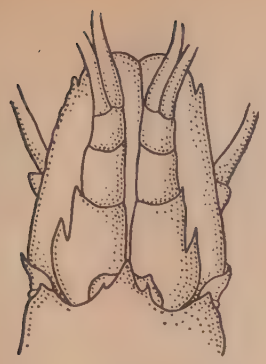


Рис. 2. Передний конец головогрудного щита французской креветки (по Фажу [35])

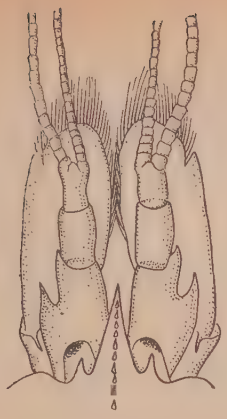


Рис. 3. Передний конец головогрудного щита креветки из кутаисской пещеры

Рис. 4. Передний конец головогрудного щита Palaemonias ganteri в профиль (по Бувье [32])

Рис. 5. Первый плеопод самца креветки из кутаисской пещеры

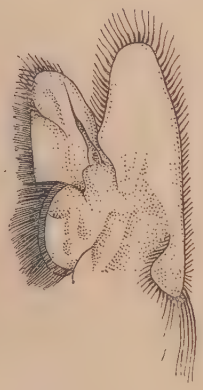


Рис. 6. Вторая максилла креветки из кутаисской пещеры

Рис. 8. Первый плеопод самца креветки из пещеры около Псырцхи

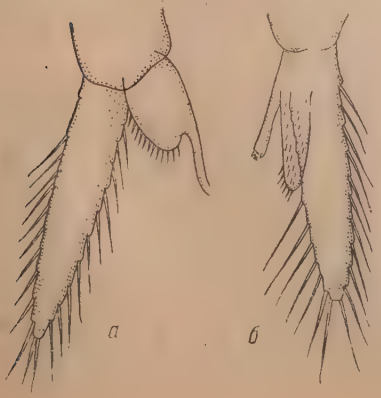


Рис. 7. Первый (*а*) и второй (*б*) плеоподы самца шакуранской пещерной креветки

Но помимо этого у закавказской креветки имеется еще ряд других особенностей, на основании которых она во всяком случае может быть выделена в особый вид. Эти особенности следующие: особая форма эндоподита первой пары плеоподов (рис. 5), наличие длинной щетинки на эндоподите второй максиллы (рис. 6), наличие пучка длинных щетинок на эксоподите той же максиллы (рис. 6) и еще некоторые другие, менее существенные особенности, указанные в наших прежних работах [29, 30]. Как видно из рис. 5, 7, *а*, 8 и 9, *V а*, эндоподит I плеопода самцов различных форм нашей креветки представляет собой приблизительно овальную пластинку с отходящим от нее с медиальной стороны пальцевидным отростком (ретинакулум), отделенным от пластинки более или менее глубокой выемкой. Подобного эндоподита нет ни у одной формы европейской креветки (рис. 9, *I а, II а,* и *III а*). Разница эта не сглаживается и тем обстоятельством, что, как указывает Бирштейн [4], у описанной им новой формы креветки из грунтовых вод Мацесты (Tr. schmidti jusbaschiani) выемка у основания отростка несколько более мелкая, чем у других закавказских форм (см. его рис. 1, *А*) [2].

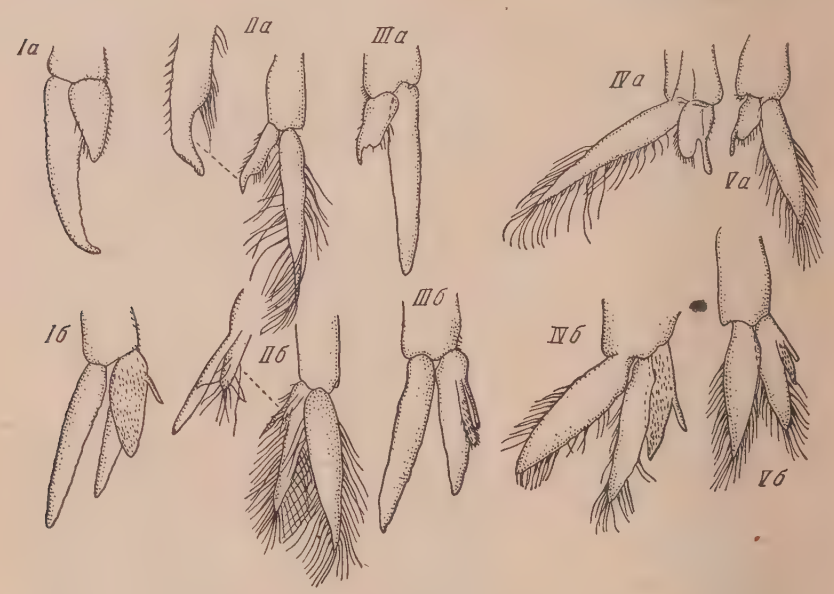


Рис. 9. Первый (*а*) и второй (*б*) плеоподы самцов

I — Tr. schmidti schmidti; *II* — Tr. schmidti inermis; *III* — Tr. schmidti hercegovinensis (все рисунки по Фажу [35]); *IV* — креветки из кутаисской пещеры (по Юзбашьяну); *V* — креветки из Абласкирской пещеры (по Бирштейну [1])

Исходя из всего этого, мы пока что не находим достаточно оснований для пересмотра нашего положения о принадлежности европейской и нашей креветок к двум разным видам.

---

[2] В качестве других подвидовых признаков мацестинской креветки Бирштейн отмечает у нее отсутствие надглазничного шипа и апикальной щетинки на эндоподите второй максиллы. Очень слабое развитие надглазничного шипа мы наблюдали и у изученных нами креветок, у которых нередко отсутствует и указанная щетинка. Оказалось, что последняя слабо связана со своим основанием и легко отваливается от него под воздействием механических причин. Это тем скорее могло иметь место у мацестинских креветок, которые были выброшены из гриффона в момент искусственно вызванного сильного напора сероводородной воды. Учитывая, с другой стороны, что Бирштейн имел в своем распоряжении всего пять рачков, мы пока что воздерживаемся от окончательных выводов о систематическом положении данной формы, впредь до подтверждения ее особенностей на основе изучения материала, добытого при более нормальных условиях и в значительном количестве. Это особенно важно для выяснения особенностей самца, который был представлен лишь одним экземпляром.

3. О регрессивном характере внутривидовых различий и подвидах пещерной креветки

У обоих видов пещерной креветки между популяциями, обитающими в отдельных пещерах, существуют определенные различия, на основании которых каждая из них рассматривается как особая микрогеографическая раса или подвид. Какова истинная природа этих подвидов — станет ясно в дальнейшем. Пока же отметим, что в пределах кутаисского вида различают пять подвидов: кутаисский (kutaissiana) [5, 29], шакуранский из Нижне-шакуранской пещеры (osterloffi) [26], абласкирский (ablaskiri) из Абласкирской пещеры [1], псырцихский (ſagei) из пещеры около Псырцхи [1, 29] и мацестинский (jusbaschiani) [4]. К европейскому виду Tr. schmidti относят также пять подвидов, из которых четыре, а именно: schmidti, intermedia, hercegovinensis и planinensis обитают в пещерах Балканского полуострова [35, 4], а пятый подвид — inermis — в южной Франции [35]. Чем же отличаются подвиды каждого вида друг от друга?

У пещерных креветок имеется ряд органов, охваченных регрессивным развитием. К таким органам относятся: рострум, регрессивное развитие которого выражается в уменьшении его длины и количества сидящих на нем зубчиков («вооружения»), вплоть до полного исчезновения их; эксоподиты грудных ножек, или перейоподов, которые у некоторых форм отсутствуют на одной или двух парах задних ножек; придаток эндоподита второго плеопода самца (appendix masculina), регресс которого сказывается в сильном уменьшении его размеров. Дальнейшим выражением регрессивного развития являются: уменьшение размеров тела, уменьшение количества и размеров жаберных придатков, выпадение специальной дифференцировки дистальных члеников некоторых перейоподов у самцов.

Следует особо подчеркнуть, что в пределах каждого подвида регрессивное развитие происходит довольно равномерно по всему комплексу охваченных регрессом органов. Так, если у какого-либо подвида тот или иной орган из этого комплекса развит нормально или проявляет лишь слабую степень редукции, то обычно в таком же состоянии оказываются и остальные органы. Возьмем для примера креветку из кутаисских пещер. Это наиболее крупная среди наших креветок форма, длина тела которой у самок доходит до 30 мм; рострум ее достигает конца первого, а иногда и второго членика основания антеннулы и снабжен большим количеством зубцов (рис. 3); все особи, достигшие 25 мм длины тела, имеют эксоподиты на всех пяти парах перейоподов, снабженных также плевробранхиями и значительным количеством сетобранхий (4—6). Кроме того, на второй ногочелюсти имеется гребневидный подобранхий (рис. 10), а на третьей ногочелюсти два артобранхия (рис. 11), из которых проксимальный рудиментарный; половой придаток эндоподита второго плеопода самца сильно развит (рис. 9, *IVб*). У шакуранской креветки все указанные признаки развиты значительно слабее: длина тела не превышает 22 мм, рострум обычно не доходит до конца первого членика основания антеннулы и лишен зубцов; последняя (пятая) пара грудных ножек совершенно лишена эксоподита, а на четвертой паре хотя он и имеется, но развит слабее; сетобранхий значительно меньше (3—4), половой придаток второго плеопода самца в два раза уже своего эндоподита (рис. 7, *б*) и меньше его половины. Креветка из Псырцхи по всем признакам занимает промежуточное положение между шакуранской и кутаисской.

Сходную во всех отношениях картину мы находим и у европейской креветки. Типичная форма этого вида — Tr. schmidti schmidti — занимает в ряду форм такое же положение, как кутаисская, а на другом конце ряда стоит французская креветка, имеющая в длину всего 20 мм

и отличающаяся совершенно рудиментарным рострумом, отсутствием на нем зубцов, отсутствием эксоподитов не только на пятой, но и на четвертой паре перейоподов, зачаточным характером полового придатка второго плеопода самца (рис. 9, *IIб*), более слабым развитием жаберных придатков, а именно: подобранхий на второй ногочелюсти имеет вид недифференцированного зачатка ([35], рис. 2), проксимальный артробранхий на третьей ногочелюсти отсутствует, сетобранхий три-четыре, а на пятой паре перейоподов их вовсе нет. Остальные подвиды

Рис. 10. Вторая ногочелюсть креветки из кутаисской пещеры

Рис. 11. Третья ногочелюсть креветки из кутаисской пещеры

занимают в общем промежуточное положение между данными подвидами в отношении почти всех своих признаков. Таким образом, мы видим в пределах каждого вида довольно ясно выраженное соответствие между органами в отношении степени их регрессивного развития.

4. О первоисточнике регрессивных явлений у пещерных креветок

Сравнение регрессирующих органов и признаков у различных подвидов Troglocaris приводит нас еще к другому, не менее важному выводу. Эксоподит на пятой паре перейоподов у наиболее крупных форм Troglocaris появляется в очень позднем возрасте, у более мелких форм он отсутствует полностью, а у французской креветки его лишена и четвертая пара перейоподов. Следовательно, эти эксоподиты едва ли можно отнести к числу существенно важных в каком бы то ни было отношении органов. Аналогичным образом обстоит дело и с рострумом и его вооружением, слабое развитие или даже полное отсутствие которых отражается на существовании креветок не более, чем отсутствие у них органов зрения. Ясно, что во всех этих случаях мы имеем дело с органами, не поддерживаемыми более естественным отбором на уровне их прежнего полного развития. С аналогичной точки зрения мы подходим и к другим признакам пещерной креветки, включая сюда и характерные для некоторых подвидов малые размеры тела. Следует отметить, что малорослость у обитателей пещерных водоемов некоторые авторы пытались объяснить скудностью кормовой базы или малыми размерами этих водоемов. Что скудность пищи может повести к возникновению малорослых форм — в этом едва ли можно сомневаться. Но факты говорят о том, что в отношении обитаемых нашими креветками пещерных водо-

емов можно допустить скорее обилие, чем скудность корма, поскольку в иле этих водоемов имеются автотрофные бактерии, составляющие, как установил А. А. Садовский [16], основной источник питания пещерной креветки. Только обилием корма можно объяснить то обстоятельство, что в большинстве случаев наши креветки встречаются в обитаемых ими водоемах в громадных количествах. Но столь же мало основания связывать эти различия с большим или меньшим объемом водоемов. Креветки из ручейка или мелких лужиц кутаисской пещеры являются, как нам известно, самыми крупными (30 мм), тогда как длина тела креветок из обширного озера в Нижне-шакуранской пещере не превышает 22 мм. В фауне пещер имеются некоторые малорослые формы, обязанные своими малыми размерами происхождению от мелких надземных предков. Но и это не имеет отношения к мелким формам Troglocaris: малорослость их возникла на иной основе.

Мы знаем, что крупным формам пещерных креветок свойственно наиболее полное развитие всех тех признаков, которые у других форм выражены в более или менее редуцированном виде. Очевидно, что крупные формы, как наименее видоизмененные регрессом, являются наиболее близкими к роду Paratya, от древних представителей которого ведут свое начало пещерные креветки. У современных Paratya наблюдается полное развитие указанных признаков, что, надо думать, находится в соответствии с их биологической полноценностью, как признаков, имеющих определенное биологическое значение в сложной жизненной обстановке наземных водоемов. Очевидно, так же обстояло дело и у тех древних Paratya, от которых произошли современные пещерные креветки. В частности, в отношении размеров тела это означает, что у первых они были во всяком случае не меньше, чем у наиболее крупных современных представителей пещерных креветок. И если среди последних имеются и малорослые формы, то это, очевидно, следует рассматривать как вторичное явление, возникшее в связи с тем, что в условиях подземного существования поддержание размеров тела на прежнем уровне стало для естественного отбора столь же несущественной задачей, как и сохранение в полной мере функции глаза или функции эксоподитов на задней паре перейоподов.

Однако у пещерных креветок признаки редукции проявляют и такие органы, функция которых не может считаться несущественной. Таковы, например, половой придаток второго плеопода самца, жабры, сетобранхии. Изучение этих органов показало, что их регрессивные изменения непосредственно связаны с уменьшением размеров тела. Половой придаток взрослого самца маленькой французской креветки (рис. 9, *IIб*) имеет весьма незначительные размеры и почти ничем не отличается от очень ранней стадии развития этого же органа у самца крупной кутаисской креветки в возрасте 16—17 мм длины тела (рис. 12, *а*). Более длинный, но очень узкий половой придаток шакуранской креветки (рис. 7, *б*), длина тела которой достигает 22 мм, совпадает по своим размерам и форме с половым придатком той же кутаисской креветки на средних стадиях его развития (рис. 12, *б*); у более крупной креветки из Псырцхи (длина тела 24 мм) половой придаток при полном своем развитии соответствует несколько более поздней стадии его у самца кутаисской креветки. Таким образом, чем меньше размеры тела, тем ближе стоит половой придаток взрослых самцов данной формы к начальным стадиям развития этого же органа у крупных форм. По всей видимости с указанной же точки зрения следует рассматривать недоразвитие и уменьшение числа жаберных придатков у малорослых форм.

Итак, у пещерных креветок имеется ряд органов, охваченных в большей или меньшей степени регрессивным развитием. При этом как у одного, так и у другого вида Troglocaris можно установить различные этапы регрессивного развития одного и того же органа — от сильно

редуцированного состояния или даже полного отсутствия его, до почти нормального его состояния, со слабыми признаками регресса, знаменующего лишь начало этого процесса. Таким образом, регрессивное развитие органа как бы развертывается на наших глазах, и мы можем проследить развитие этого процесса, начинающегося и протекающего в условиях подземной среды. Несколько иначе обстоит дело с теми органами, редукция которых завершилась. К ним относится орган зрения, от которого сохранились только зрительные ганглии. Но, как показали наблюдения над живыми креветками, у некоторых из них уже после 5—6-месячного пребывания на свету, а у других через год и позже на вершинах глазных стебельков появляются пятна красного пигмента (рис. 3) разных размеров. Наряду с этим было установлено, что на многих рачков даже очень длительное пребывание на свету не оказывает никакого воздействия.

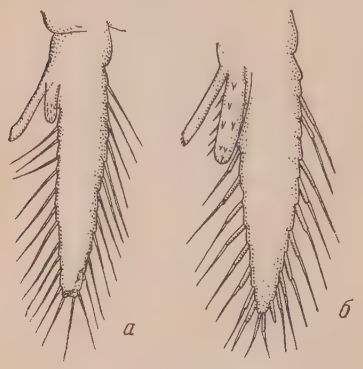


Рис. 12. Две стадии развития (*а*, *б*) придатка эндоподита второго плеопода самца той же креветки

Установленные различия между креветками в отношении их способности к восстановлению глазного пигмента проявились и в следующем поколении, полученном от содержавшихся отдельно друг от друга «пигментированных» и «непигментированных» рачков. Особенно важно то обстоятельство, что среди «пигментированных» личинок (рис. 13) оказались еще две личинки, у которых в окружности пигмента можно было видеть светлую радиально исчерченную зону, указывающую на значительно более сложное строение глаза.

Из приведенных данных можно заключить, что в то время как для большей части наших креветок редукция дистальной части глазного аппарата является вполне завершившимся процессом, у остальной части креветок закладка глаза сохранилась еще в какой-то мере в онтогенетическом развитии, обуславливая более или менее значительное развитие глазного пигмента, а иногда и других элементов глаза, как у указанных двух личинок. Но подобные случаи более высокого уровня развития личиночного глаза встречаются очень редко, представляя собой лишь крайний вариант в ряду изменчивости зачатка органа, очень далеко продвинувшегося по пути регресса, но все же не вполне еще выпавшие из онтогенеза некоторых особей. Орган этот находится на последних фазах своего регрессивного развития — процесс этот на наших глазах получает свое окончательное завершение.

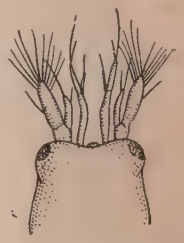


Рис. 13. Передний конец тела личинки кутаисской креветки

Изложенные факты с предельной ясностью говорят о том, что редукция органов зрения пещерных креветок — результат жизни в подземной среде. Если же допустить, что слепота была свойственна предкам пещерных креветок еще до их вселения в подземные водоемы, то тогда возникнет вопрос о том, чем же объяснить, что даже теперь, после многих тысячелетий подземного существования их потомков, редукция глазного аппарата не является еще вполне завершившейся? Далее, если эти предки ослепли, живя еще на свету, то чем объяснить, что у их потомков тот же свет стимулирует совершенно обратное явление — развитие пигмента глаза, а может быть и некоторых других элементов его? Ко всему этому следует добавить еще, что все представители рода Paratya обладают впол-

не нормально развитыми органами зрения. Таким образом, имеется достаточно оснований считать бесплодными попытки рассматривать редукцию органов зрения, как и вообще всех других органов и признаков, пещерных креветок независимо от истории и условий их жизни в подземной среде.

5. О происхождении видов и подвидов пещерной креветки

Своеобразные условия существования в подземной среде влекут за собой, наряду с регрессивным развитием ставших бесполезными органов, также ряд особых приспособительных изменений, носящих на себе глубокий отпечаток этих условий. Однако подобных изменений, создаваемых естественным отбором, у пещерных животных мало, и более характерными для них являются изменения, обусловленные регрессивным развитием органов. Можно вообще сказать, что перейдя к жизни в условиях подземной среды, животные больше теряют, чем приобретают. В этих регрессивных изменениях главным образом и выражается то основное, чем современные формы пещерных креветок отличаются от своих наземных предков. Таковыми, как уже отмечалось, считаются вымершие ныне представители рода Paratya. Что же представляли собой эти Paratya и какова была причина их вымирания в наземных водоемах?

Изучение географического распространения сем. Atyidae, по мнению Бувье [32] и некоторых других исследователей, указывает на связь исходных форм этого семейства с древним средиземным морем Тэтисом. Далее Бувье принимает, что древние Paratya, будучи повсюду распространены по теплым водам Мелового моря, послужили исходным материалом для развития всех современных родов паратиевой серии. В частности, в отношении рода Troglocaris мы можем, вместе с Шаппюи (Chappuis [33]), Шпандль (Spandl [41]) и другими биоспеологами, присоединиться к мнению Бувье, что «Troglocaris можно рассматривать как Paratya, приспособившуюся к пещерной жизни». Как указывает Бирштейн [2], для некоторых «пещерных форм морского генезиса можно предполагать вселение из моря в наземные пресные воды, а оттуда в подземные воды. Вероятно, таким образом надо трактовать происхождение пещерных Atyidae — Troglocaris и Palaemonias». Одним из таких морских выселенцев были представители рода Paratya, которые, попав в пресные воды, образовали ряд новых форм, в том числе и три пещерных.

Подвиды видов Troglocaris живут по отдельным, изолированным друг от друга пещерам, между которыми не только в настоящем, но и в прошлом, по всей вероятности, не было никакой связи. Очевидно, что при таком положении дела общие для всех подвидов каждого вида признаки мы должны рассматривать (исключая, конечно, мысль о возможности конвергентного развития их у подвидов) как наследие от общего предка данного вида, которому эти признаки были свойственны еще до его вселения в отдельные пещерные водоемы. Отсюда следует, что Paratya, давшая начало Tr. schmidti, обладала обоими шипами на переднем крае карапакса — надглазничным и подглазничным, тогда как последний у предка нашей креветки отсутствовал. Что касается Paratya, давшей начало американской пещерной креветке, то кроме обоих глазничных шипов она обладала еще и птеригостомиальным шипом. Наряду с этим данные виды Paratya отличались друг от друга еще по половым особенностям первых двух пар плеоподов самцов, по наличию или отсутствию апикальной щетинки на эндоподите и пучка длинных щетинок на эксоподите второй максиллы.

Из изложенного следует, что современные пещерные креветки происходят от трех довольно близких видов рода Paratya. Виды эти, попав в силу тех или иных причин в подземные водоемы и сохранив ука-

занные различия, претерпели редукцию органов зрения и ряд других регрессивных изменений, в чем главным образом и выразилось преобразование их в три современных вида пещерных креветок, относимых к двум родам: Troglocaris и Palaemonias. Но, как нам представляется, было бы правильнее объединить все эти три вида в один род, исходя из того, что они по существу — те же виды Paratya, которые подверглись лишь ряду регрессивных изменений, не выходящих, однако, за пределы внутривидовых различий. Отметим, что Фаж (Fage [36]) также подчеркивает близкое сходство между Palaemonias и Troglocaris.

Пещерные креветки обитают исключительно в умеренной части северного полушария, гидрофауне которой свойственны и представители рода Paratya (P. compressa и P. borealis, обитающие в пресных водах Японии, Кореи и в р. Улупче). Исходя из этих фактов, едва ли можно сомневаться в том, что в прошлом Paratya были широко распространены в пресных водах указанной части северного полушария. Столь же несомненным можно считать и то, что, как это принимает Кемп (Kemp [37]), вызванное наступлением ледника резкое похолодание было причиной исчезновения атиид на обширном пространстве северного полушария. Что же касается названных двух видов Paratya, избегших этой участи, то из известных нам фактов относительно ледниковых явлений можно установить, что последние не докатились до местообитаний этих видов и таким образом они, находясь на достаточно далеком расстоянии от сферы воздействия ледника, сохранились до наших дней.

Совсем иначе обстояло дело в тех областях умеренного пояса, которые оказались в более близком соседстве с ледником и фауна которых не могла не испытать известного воздействия со стороны последнего. В связи с этим для обитавших в наземных водоемах Paratya создалась крайне неблагоприятная обстановка, приведшая в конечном итоге к их полному исчезновению из этих водоемов. Этой участи избегли лишь отдельные, попавшие в подземные водоемы особи, потомки которых представлены современными популяциями пещерных креветок.

Выше мы говорили о том, что животные, перейдя к жизни в подземной среде, больше теряют, чем приобретают, поскольку регрессивные изменения у них обычно преобладают над прогрессивными. Отсюда становится понятным большое значение регрессивных признаков у пещерных животных в качестве систематических признаков. В некоторых случаях они даже являются единственной основой для различения одних форм от других. Примером могут послужить подвиды пещерных креветок, диагнозы которых основываются исключительно на регрессивных признаках. При этом, как мы знаем, наряду с подвидами, сильно редуцированными по всему комплексу известных органов, существуют подвиды с менее редуцированными органами и подвиды, почти не затронутые регрессом. В чем же причина этих различий?

Нам кажется, что причина эта кроется в различиях между подвидами в отношении их спеологического возраста, т. е. продолжительности времени их подземного существования. Мы считаем, что переход предков пещерной креветки в подземные воды не был единовременным актом, совершившимся в определенный момент их наземной жизни в виде массового внедрения в пещерные водоемы, а происходил разновременно в течение очень длительного периода времени, считая от конца миоцена до наступления ледника. Как указывалось, последний положил конец существованию Paratya в наземных бассейнах. Это, конечно, не означает, что кое-где Paratya не могли попасть в подземные бассейны и с наступлением ледника. Но еще задолго до этого пещеры уже были местообитанием Paratya, которые, в силу тех или иных случайных причин, неоднократно заносились в подземные воды. Мы не видим никаких доводов против этого положения, из которого следует, что, в соответствии с разновременным переходом к подземной жизни родоначаль-

ных форм, современные подвиды пещерной креветки имеют за собой различные сроки подземного существования. Более того, лишь исходя из этого положения можно понять то очень четко выраженное соответствие между органами в отношении степени их регрессивного развития, которое наблюдается в каждом подвиде и является его характерной особенностью. Паван (Pavan [40]), сравнивая друг с другом популяции рыбы Pimolodella kronei из двух разных пещер, пришел к заключению, что популяции эти, представляющие собой две расы, произошли независимо друг от друга и в разное время, чем автор и объясняет существующие между ними различия. Можно думать, что изложенная здесь точка зрения приложима к внутривидовым различиям и других пещерных видов.

Подводя итоги, мы приходим к заключению, что регрессивные явления у пещерной креветки не поддаются объяснению с точки зрения различных автогенетических и неодарвинистских концепций. Слепота, редукция эксоподитов и других органов — непосредственный результат утери соответствующими органами своего значения и функции в условиях подземной жизни. Регрессивное развитие — строго закономерный процесс, развертывающийся на основе наследования изменений, приобретенных органом в результате его неупотребления. Проведенное нами изучение способов редукции органов в онтогенезе показало, что она осуществляется главным образом посредством абревиации, или остановки развития органа, на той или иной стадии его онтогенеза [27, 28, 31]). Многовековый эксперимент с пещерной креветкой дает прямое доказательство непосредственной связи между этими изменениями в онтогенезе и утратой соответствующими органами своей функции.

Таковы наши основные выводы, которые, как нам представляется, касаются не только пещерной креветки, но и многих других подземных обитателей. Нам, конечно, могут возразить, что среди последних есть и такие формы, особенности которых противоречат изложенной здесь точке зрения. Так, например, известно, что у ряда пещерных животных имеются органы зрения; еще более замечателен тот факт, что у самцов Machaerites глаза вполне развиты, тогда как у самок этих жучков они полностью редуцированы. Далее, противники этой точки зрения могут сослаться на опыты Пайна, который не обнаружил никаких изменений в глазах у дрозофил, размножавшихся в течение 69 поколений в темноте. При этом, однако, упускается из виду приведенное уже выше указание Дарвина, что «...измененные условия существования требуют продолжительного времени для обнаружения своего накопленного влияния». Относительно же зрячих обитателей пещер следует сказать, что нормально развитыми глазами обладают лишь немногие из них, у большинства же органы зрения не могут считаться вполне полноценными, поскольку у них наблюдается уменьшение размеров глаз, недоразвитие тех или иных анатомических деталей и гистологических структур и т. п. Нельзя также не отметить, что имеющиеся немногочисленные исследования этих форм далеко не охватывают всех вопросов, связанных с историей их происхождения и эволюцией в подземной среде. Детальное же изучение этих вопросов, как мы видели на примере пещерной креветки, имеет первостепенное значение для разрешения основного вопроса об условиях и причинах регрессивного развития органов и признаков обитателей пещер.

Литература

1. Бирштейн Я. А., О пещерных креветках Абхазии, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 6, 1939.— 2. Бирштейн Я. А., Жизнь в пещерах, Усп. совр. биологии, т. XIII, вып. 3, 1940.— 3. Бирштейн Я. А., Адаптация и эволюция пещерных животных, там же, т. XIV, вып. 3, 1941.— 4. Бирштейн Я. А., Нахождение пещерной креветки в грунтовых водах Мацесты и связанные с этим вопросы, Бюлл. МОИП, т. LIII,

1948.—5. Бирштейн Я. А., Malocostraca d. Kutais-Höhlen am Rion, Zool. Anz., Bd. 104, Hft. 5/6, 1933.—6. Дарвин Ч., Происхождение видов, Соч., т. III, Биомедгиз, 1939.—7. Дарвин Ч., Прирученные животные и возделанные растения, 1900.—8. Ежиков И. И., О некоторых закономерностях редукции органов, ДАН СССР, т. XXXII, 1, 1941.—9. Ковалевский В. О., Остеология Anchitherium aurelianense Cuv., в кн.: «Палеонтология лошадей», изд-во АН СССР, 1948.—10. Ламарк, Философия зоологии, Биомедгиз, 1935.—11. Лысенко Т. Д., О положении в биологической науке, стенограф. отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948.—12. Макаров П. В. О превращениях вещества хромосом, Журн. общ. биологии, т. IX, № 5, 1948.—13. Матвеев Б. С., О принципе заимствования при развитии органов, Бюлл. н.-иссл. ин-та зоол. МГУ, № 2, 1935.—14. Машковцев А. А., Роль функции при развитии органов животных, Тр. лаб. эвол. морф., т. II, вып. 8, 1935.—15. Мичурин И. В., Соч., т. I, 1939.—16 Садовский А. А., Xiphocaridinella kutaissiana nov. gen. et spec., Закавк. краев. сб., I, 1930.—17. Сахаров П. П., Наследование приобретенных признаков у животных. Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 1, 1949.—18. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции, изд-во АН СССР, 1939.—19. Труханов И. Ф., К явлениям редукции крыльев у некоторых полужесткокрылых, ДАН СССР, т. XXIII, № 9, 1939.—20. Федотов Д. М., Явления редукции органов в онтогенезе зимней пяденицы Operopthera brumata, Сб. пам. акад. А. Н. Северцова, т. II, 1940.—21. Федотов Д. М., Постэмбриональное развитие и регресс чехлоноски Pachytelia unicolor, Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 6, 1945.—22. Федотов Д. М., Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза, Бюлл. МОИП, т. 2 (3-4), 1945.—23. Шмальгаузен И. И., Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1938.—24. Юзбашьян С. М., К биологии психид Закавказья, Закавк. краевед. сб., I, 1930.—25. Юзбашьян С. М., Некоторые итоги изучения кутаисской пещерной креветки, Закавк. фил. АН СССР, Тр. Зоол. сект., т. I, 1934.—26. Юзбашьян С. М., О шакуранской пещерной креветке, Тр биол. станции НКП Груз.ССР, 1940.—27. Юзбашьян С. М., О редукции некоторых органов у пещерных Atyidae, Журн. общ. биологии, т. I, 1940.—28. Юзбашьян С. М., О редукции органов зрения у пещерных Atyidae, Сообщ. Груз. фил. АН СССР, т. I, № 4, 1940.—29. Юзбашьян С. М., О подвидах и внутривидовой дифференциации у Troglocaris kutaissiana, Сообщ. АН Груз. ССР, т. II, № 10, 1941; т. III, № 2, 1942.—30. Юзбашьян С. М., О пещерных Atyidae, Груз. фил. АН СССР, Тр. Зоол. сект., т. III, 1940.—31. Юзбашьян С. М., К вопросу о типах редукции органов в онтогенезе, Зоол. журн., т. XXVI, вып. 3, 1947.—32. Bouvier E. A., Recherches sur la morphologie, les variations, la distrubution géographique des crevettes de la famille des Atyides. Encyclop. entomol., vol. IV, 1925.—33. Chappuis P. A., Die Tierwelt d. unterirdischen Gewässer, Die Einnengewässer, Bd. III, 1927.—34. Cuénot L., L'adaptation, 1932.—35. Fage L. Troglocaris schmidti inermis, Arch. d. zool. expér. et génér., t. 78, 1937.—36. Fage L., Crustaces Amphipodes et Décapodes, ibid., t. 71, 1931.—37. Kemp St., Notes on the Decapoda in the Indian Museum, Record. ind. Mus., vol. VII, part 2, 1912.—38. Kolosvary G., Reflection sur l'«adaptation» des organismes dans les grottes, Acta biotheoretica, vol. II, 1936.—39. Parr A. E., Adaptiogenese und Phylogenes, Berlin, 1926.—40. Pavan C., Observations and experiments on the cave fish Pimolodella kronei and its relatives, Amer. Natur., vol. LXXX, 1946.—41. Spandl H., Die Tierwelt d. unterirdischen Gewässer, Speolog. Monogr., Bd. XI, 1926.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ОЛИГОХЕТ

Н. Л. СОКОЛЬСКАЯ

Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Работами проф. Л. А. Зенкевича [2] в нашей стране обосновано новое, эволюционное направление в изучении двигательного аппарата животных. Им впервые намечены пути изменения типов движения и двигательной мускулатуры в филогенетическом развитии животного мира в связи с обитанием в определенной среде и поставлен вопрос о коррелятивном воздействии двигательного аппарата на другие системы органов, в первую очередь кровеносную.

В настоящей работе делается попытка подойти к разбору двигательного аппарата малощетинковых червей (Oligochaeta) с эволюционной точки зрения.

Эволюционное развитие олигохет шло путем широкой адаптивной радиации в различные среды обитания (почва, грунты водоемов, заросли водной растительности); в каждой среде сформировались свои типы движения и соответствующая структура двигательного аппарата, а это повлекло за собой изменение всей организации в целом.

Из 14 семейств олигохет, которые насчитывает общепринятая сейчас система [6], пять (Moniligastridae, Megascolecidae, Eudrilidae, Glossoscolecidae и Lumbricidae) населяют, как правило, почву; два (Enchytraeidae и Haplotaxidae) являются амфибионтами, встречаясь и в почве и в водоемах, шесть (Lumbriculidae, Phreodrilidae, Tubificidae, Naididae, Aeolosomatidae и Alluroididae) приурочены в основном к пресным водоемам; наконец, Branchiobdellidae оказываются эктопаразитами.

Из группы почвенных малощетинковых червей было исследовано только одно семейство — Lumbricidae. Кроме того, изучались четыре семейства, связанные с пресными водоемами,—Lumbriculidae, Tubificidae, Naididae и Aeolosomatidae.

Основными задачами настоящей работы явились следующие: 1) изучение морфологии движения у представителей различных экологических групп малощетинковых червей (витальные наблюдения); 2) исследование структуры мускульного мешка и определение количества двигательной мускулатуры (путем реконструкции по сериям срезов); 3) определение относительного объема центральной нервной системы (брюшная цепочка) в различных группах малощетинковых червей и установление типов организации олигохет в связи с особенностями экологии движения.

Разбирая строение двигательного аппарта олигохет, я ограничиваю свою задачу анализом структуры мускульного мешка и не касаюсь особенностей щетинкового аппарата. Структура мускульного мешка отражает основные различия форм движения, а простота его строения и однообразие составляющих компонентов облегчает выявление типов париетальной мускулатуры, соответствующих экологии движения. Более тонкие модификации того или иного способа движения обуславливают значительное разнообразие формы, размеров и расположения щетинок.

I. Материал и методика

Были получены 23 вида олигохет, принадлежащих к шести семействам: Aeolosoma hemprichi Ehrbg. (сем. Aeolosomatidae), Arcteonais lomondi Piguet, Amphichaeta leydigi Tauber, Chaetogaster diaphanus Gruith., Dero tubicola Point., Nais elinguis Müll. Oerst., Nais obtusa Gervais, Nais pseudoobtussa Piguet, Nais variabilis Piguet, Ophidonais serpentina Müll., Paranais uncinata Oerst., Pristina aequiseta Bourne, Ripistes rubra Last., Slavina appendiculata Udek., Stylaria lacustris L. (сем. Naididae), Ilyodrilus hammoniensis Mich., Limnodrilus hoffmeisteri Clap. (сем. Tubificidae), Enchytraeus albidus Henle, Pachydrilus lineatus Müll. (сем. Enchytraeidae), Lumbriculus variegatus Gr. (сем. Lumbriculidae), Eisenia rosea (Sav.), Bimastus tenuis Eis. и Lumbricus terrestris L. (сем. Lumbricidae). Черви анестезировались слабым (20—25°) этиловым спиртом. Предварительная анестезия предотвращала ненормальное сокращение мускулатуры, обычно сопровождающее фиксацию.

После анестезии, продолжавшейся до полного прекращения движения и потери реакции на прикосновение, объект, перенесенный в бактериологическую чашку, заливался горячим (40—50°) раствором жидкости Шаудина. Время фиксации варьировало от 20 минут до 2—3 часов, в зависимости от величины червя.

Мелкие объекты (Naididae) заливались в парафин целиком; более крупные черви перед проводкой разрезались на определенное число частей. Разделение на части производилось так, чтобы каждая из них представляла собой участок, однородный по своему значению в движении. Тело червя расчленялось на передний отдел (I), околопоясковый (средний) (II) и хвостовой (III). Затем изготовлялись серийные поперечные срезы (от 1 до 7 μ толщиной). Для мелких олигохет производилась полная серия срезов через все тело. У крупных форм от каждого из упомянутых выше участков делались срезы на 4—10 покровных стекол (от 4 до 30 срезов на каждом стекле). Срезы окрашивались по ван Гизону.

Степень развития кольцевой мускулатуры в различных отделах тела выражалась в процентах ее толщины по отношению к толщине всего мускульного мешка $\left(K = \frac{c}{(c+l)} 100\right.$, где c — толщина кольцевого слоя мускулатуры, а l — толщина продольного слоя). Соответствующие промеры производились повторно на каждом срезе и полученные данные осреднялись.

Для определения относительного объема двигательной мускулатуры (отношение объема мускулатуры к объему всего тела) серии поперечных срезов каждого отдела тела зарисовывались при помощи рисовального аппарата на уровне столика микроскопа. В рисунке вырезался весь мускульный слой; путем взвешивания его и последующего взвешивания остальной части среза на аналитических весах удавалось получить искомое отношение, которое затем выражалось в процентах. Зная, какую часть длины тела занимает данный отдел, и суммируя величину относительного объема двигательной мускулатуры всех отделов тела, получаем значение относительного объема для всего тела животного.

Аналогичным способом определялся относительный объем брюшной нервной цепочки, причем производилась серия срезов, представляющая реконструкцию полного сегмента. Определение относительного объема двигательной мускулатуры было проведено на 11 видах малощетинковых червей, а относительного объема нервной системы — на 9 видах. Для каждого вида устанавливалось среднее значение этих показателей на основании исследования нескольких экземпляров. Достоверность различий в величине относительного объема мускульного мешка и брюшной нервной цепочки у исследованных видов олигохет была проверена по методу Стюдента.

II. Формы движения олигохет

В связи с разнородностью сред, которые населяют олигохеты, стоит разнообразие форм их движения. Об этом дает представление табл. 1.

Изучение форм движения различных малощетинковых червей позволяет сделать следующие выводы:

1. Движение малощетинковых червей совершается в основном путем изменения формы тела (торзодромия). Только в одной группе олигохет (сем. Aeolosomatidae), наряду с торзодромией (ползание), имеет место ресничное движение (плавание), осуществляемое за счет деятельности ресничек, покрывающих брюшную сторону головной лопасти.

2. Передвижение всех олигохет по поверхности субстрата происходит или посредством ползания, или особых способов движения, легко выводимых из первого («неполное шагание» Chaetogaster, движение Amphichaeta и Pristina). Сущность ползания состоит в перистальтиче-

ском сокращении кольцевого и продольного слоев мускульного мешка, вызывающих вытягивание тела и последовательное подтягивание к выдвинутому переднему отделу остальных участков тела.

3. Кроме общего для олигохет способа передвижения по поверхности субстрата, различные экологические группы малощетинковых червей имеют специфические формы движения.

Таблица 1

Формы движения олигохет

Стация обитания	Виды движения	Виды олигохет
	А. Движение путем изменения формы тела (торзодромия) *	
	1. Перистальтическое вытягивание и сокращение частей тела (ползание)	Oligochaeta (все виды)
Почва и водные грунты	а) вбуравливание в грунт	Lumbricidae, Tubificidae
	б) „ползание толчком“	Pristina
	в) „ползание с подскоком“	Amphichaeta
	г) „неполное шагание“	Chaetogaster
	д) „обвивающее скольжение“	Ophidonais
	2. Волновое изгибание тела (плавание и дыхательные движения)	
	а) изгибание тела в горизонтальной плоскости:	
Вода	1) „бичеобразное“ движение (плавание)	Lumbriculus variegatus
	2) „синусоидальное“ движение (плавание)	Nais elinguis
	б) изгибание тела в вертикальной плоскости:	
	1) дыхательные движения	Arcteonais lomondi, Rhynchelmis limosela
	2) „стилароидное“ движение	Arcteonais lomondi, Ripistes, Stylaria
	3. „Винтовое“ движение (плавание)	Nais obtusa, N. pseudoobtusa, N. variabilis, Dero tubicola, Paranais uncinata
	Б. Ресничное движение	Aeolosoma

* Термин „торзодромия“ употребляется Л. А. Зенкевичем [2].

4. Грунтовые, роющие формы (Lumbricidae, Tubificidae) вбуравливаются в грунт при помощи сужения и вытягивания и последующего вздутия переднего отдела тела Упомянутую форму движения легко вывести из неспециализированного передвижения по субстрату.

5. Плавающие (надгрунтовые) формы двигаются в большинстве случаев путем различных видов волнового изгибания тела: «бичеобразное» движение (Lumbriculus) и «синусоидальное» движение (Nais elinguis) совершаются путем изгибания тела в горизонтальной плоскости. Своеобразной формой изгибания тела в вертикальной плоскости его является «стилароидное» движение некоторых наидид.

6. Своеобразным способом плавания является «винтовое» движение, широко распространенное среди наидид. Оно сходно с движением некоторых Polychaeta (Clycera, Eteone).

7. Наибольшее разнообразие форм движения имеется у различных представителей сем. Naididae, которое связано в своей экологии с поверхностью грунта, водной растительностью и, частично, с толщей воды.

8. Очень однотипно движение групп малощетинковых червей в твердой среде (эдафон, водные грунты).

III. Строение мускульного мешка олигохет

Разбирая структуру мускульного мешка олигохет, я оставляю в стороне вопрос о гистологическом строении мускулатуры. Упомяну только, что, по данным Е. Бабуриной [1], представляется возможным отрицать симпластическое строение мускулатуры олигохет, на что указывали некоторые авторы (Бокк, Bock [3]). Бабурина показала, что мускульная клетка с осевым расположением кинoплазмы типична для малощетинковых червей, чем опровергает данные Гессе (Hesse [4]), считавшего «нематоидный» тип строения мускульной клетки (с периферическим положением кинoплазмы) основным для олигохет.

Главными компонентами париетальной мускулатуры малощетинковых червей являются два слоя мышц: кольцевой слой, расположенный под базальной мембраной, которая подстилает покровы тела, и продольный слой, лежащий под первым. Бокк [3] описывает у некоторых пресноводных олигохет, кроме этого, еще слой диагональных мышц, который либо занимает наружное положение в мускульном мешке (Nais, Lumbriculus), либо залегает между кольцевыми и продольными мышцами (Chaetogaster).

Гессе [4] отмечает, что продольный слой мускулатуры хорошо развит у всех малощетинковых червей, а в развитии кольцевого слоя наблюдаются поразительные отличия. У дождевых червей слой кольцевой мускулатуры по толщине равен слою продольной; так же обстоит дело у энхитреид. Автор указывает далее на слабое развитие кольцевого слоя у Naididae, Tubificidae и особенно Phreoryctidae, но не пытается дать объяснение этим особенностям архитектоники их мускульного мешка.

На основании проделанной работы удалось выделить пять типов мускульного мешка среди олигохет.

1. «Люмбрикульный» тип (Lumbriculus variegatus). Относительный объем мускульного мешка составляет в среднем около 28% от объема тела (мезомиария[1]). Мускулатура стенки тела представлена наружными диагональными мышцами, образующими широкоячеистую сеть, и сплошными кольцевыми и продольными слоями клеток. Кольцевая мускулатура имеет слабое развитие (не более 9% относительной толщины). Размах колебаний толщины кольцевого слоя в переднем (9%) и заднем (4%) отделах тела невелик.

2. «Наидидный» тип. Относительный объем мускульного мешка — около 20% (от 17 до 24%). Мускулатура стенки тела состоит из двух или трех слоев мышц (диагональные мышцы отсутствуют у некоторых видов). Все мускульные пласты стенки тела — однослойны. Толщина кольцевой мускулатуры невелика (не более 14% от общей толщины мускулатуры стенки тела). Относительная толщина клеток кольцевого слоя плавно уменьшается по направлению от переднего к хвостовому отделу тела.

К этому типу принадлежит мускульный мешок четырех исследованных видов наидид: Nais obtusa, Arcteonais lomondi, Stylaria lacustris и Dero tubicola.

Своеобразное видоизменение наидидного типа представляет мускульный мешок Chaetogaster. Относительный объем двигательной мускулатуры (20%) и наличие трех слоев заставляют отнести мускульный мешок данного вида к наидидному типу. Однако структура кольцевого слоя, очень толстого (33% толщины всей мускулатуры) и состоящего из трех рядов клеток в переднем отделе тела, позволяет выделить мускульный мешок Chaetogaster в качестве подразделения наидидного типа.

---

[1] Термины олиго-, мезо- и полимиария установлены Л. А. Зенкевичем [2] по отношению объема двигательной мускулатуры к общему объему тела. Мускулатура группы олигомиарных животных составляет 10% от объема всего тела, мезомиарных — 10—30%, полимиарных 30—50%, а гипермиарных — свыше 50%.

3. «Тубифицидный» тип (Ilyodrilus, Limnodrilus). Относительный объем двигательной мускулатуры составляет 27—32%. Мускульный мешок имеет два слоя: наружный — кольцевой и внутренний — продольный. Кольцевой пласт многослоен в передней части тела, составляя здесь до 22% от общей толщины мускулатуры. Часть мускульного мешка с утолщенным кольцевым слоем невелика сранительно с общей длиной червя ($^1/_{15}$—$^1/_{20}$ часть). Передний отдел мускульного мешка сильно утолщен (относительный объем двигательной мускулатуры достигает 43% — полимиария). По направлению к хвостовому отделу тела наблюдается уменьшение объема мускулатуры и резкое истончение кольцевого слоя мышц (он состоит здесь из одного ряда клеток), составляющего по толщине 5—7% от общей мощности мускулатуры.

4. «Люмбрицидный» тип (Eisenia, Lumbricus). Мускульный мешок занимает 40—50% объема тела (полимиария). Мускулатура стенки тела состоит из двух пластов: многослойного кольцевого и многослойного, сложно организованного продольного, сформированного из комплексных мионов. Кольцевая мускулатура особенно сильно развита в передних (1—8) сегментах, составляя 50% от общей толщины мускулатуры; относительная толщина кольцевого слоя снижается в среднем и хвостовом отделах тела, но сохраняет, однако, и здесь сравнительно большое развитие (25%). У некоторых видов особенно увеличен объем мускульного мешка передних сегментов, давая картину гипермиарии (свыше 50%).

5. «Энхитреидный» тип (Enchytraeus, Pachydrilus). Относительный объем двигательной мускулатуры — 26—27% (мезомиария). Мускулатура стенки тела состоит из наружного кольцевого и внутреннего продольного слоев. Продольная мускулатура состоит из двух слоев клеток различной формы. В некоторых случаях продольная мускулатура многослойна. Кольцевые мышцы хорошо развиты в переднем (глоточном) отделе тела, где они расположены в несколько слоев (3—5) и составляют до 25% от всей толщины мускульного мешка, и очень слабо в хвостовом отделе, имеющем только один слой кольцевых мускульных клеток, относительная толщина которого равна 5%.

Описанные выше типы мускульного мешка олигохет сформировались в процессе эволюции в связи с различными формами движения и являются следствием широкой адаптивной радиации групп данного класса. Прежде всего выделяется резко отличный от других «люмбрицидный» тип — следствие приспособления к движению в почве. Результатом необходимости преодоления значительного сопротивления среды этими роющими животными является большое количество двигательной мускулатуры и усложнение структуры составляющих ее слоев. Величина относительного объема мускульного мешка Lumbricidae позволяет отнести их в группу полимиарных животных и поставить даже на границе перехода в гипермиарию. Особенно выделяется усиленным развитием мускулатуры передний отдел мускульного мешка, ведущий в движении; здесь увеличен относительный объем всей мускулатуры и очень утолщен кольцевой слой. Сжатие кольцевой и одновременное расслабление продольной мускулатуры обеспечивает выпячивание переднего конца тела и проталкивание его между частицами почвы. Подобное проталкивание вперед в твердой среде требует очень сильного сжатия, которое осуществляется деятельностью кольцевого слоя. Соответственно этому, он сильно утолщен и образован из структурных единиц высшего порядка (мионы второго порядка). Продольный мускульный слой сформирован из комплексных мионов [2]. Структурные изменения кольцевой и про-

---

[2] «Мионом» Г. И Роскин обозначает единство мускульной клетки и одевающей ее соединительнотканной оболочки.

дольной мускулатуры дождевых червей говорят о длинном эволюционном пути, который пройден этой группой в почве.

Если определить место Lumbricidae среди других животных по количеству двигательной мускулатуры (данные по объему мускулатуры для целого ряда беспозвоночных различного систематического положения приведены у Л. А. Зенкевича [2]), то их можно расположить между некоторыми Polychaeta Errantia (Nereis — 41%), ярко выраженными гипермиарными типами большинства Nemertini (среднее значение относительного объема их мускулатуры равно 51,9%) и пиявками, представляющими собой группу наиболее мускулистых животных (Clepsina — 61%, Herpobdella — 65,5%). Из сказанного ясно, что дождевые черви по количеству двигательной мускулатуры занимают место среди активных хищников, однако особенности биологии Lumbricidae прямо противоположны образу жизни упомянутых выше водных животных.

«Тубифицидный» тип мускульного мешка — результат двух основных моментов экологии этой своеобразной группы олигохет: очень короткая часть переднего отдела приспособлена к внедрению в грунт (полимиарный мускульный мешок, утолщенный кольцевой слой мускулатуры). Однако усиление мускулатуры переднего отдела не так велико, как у Lumbricidae, что стоит в связи с тем, что Tubificidae живут в более мягких грунтах водоемов. Средняя часть тела и по количеству мускулатуры и по развитию кольцевого слоя составляет переход к хвостовой. Последняя представляет полную противоположность переднему отделу; снижается относительный объем мускулатуры, очень тонким становится кольцевой слой. Эта часть тела червя выставлена из трубки и совершает беспрерывные колебательные, так называемые «дыхательные» движения в воде.

Таким образом, мускульный мешок тубифицид с ясно выраженной полярностью количественного и качественного распределения мускулатуры представляет собой результат различной специализации переднего и заднего отделов тела — первого к проникновению в грунт, второго — к колебательным движениям в жидкой среде.

«Наидидный» тип мускульного мешка характеризует ползающих и плавающих олигохет, т. е. двигающихся либо на границе твердой и жидкой сред, либо в однородной жидкой среде, не оказывающей большого сопротивления. Разнообразные способы движения по поверхности грунта и плавание при помощи изгибания тела требуют большой гибкости, чему способствует наличие диагонального слоя мышц. Количество двигательной мускулатуры невелико (около 20% объема тела), а толщина кольцевой мускулатуры, всюду составленной из одного слоя клеток, достаточно равномерна. Выделяется лишь передний отдел с несколько большей толщиной кольцевого слоя мышц, на который при ползании падает бо́льшая нагрузка.

Очень своеобразным среди Naididae строением мускульного мешка характеризуется Chaetogaster с его «шагающим» движением, при котором основную роль играет передний, лишенный брюшных пучков (за исключением II сегмента) отдел тела (I—V сегменты). Сильное выбрасывание его вперед требует значительной мощи кольцевого слоя — относительная толщина этого слоя больше, чем у всех Naididae (30%), и дает величину того же порядка, как у Tubificidae. Дополнительным аппаратом, увеличивающим мускулатуру переднего отдела, являются мышцы сильной глотки этого хищника. Двигательные функции среднего и заднего отделов тела сводятся к подтягиванию его, осуществляемому в основном деятельностью продольной мускулатуры тела. Передвижения по субстрату в жидкой среде определяют сравнительно небольшую величину относительного объема мускулатуры (20%).

«Люмбрикульный» тип мускульного мешка по общим соотношениям слоев близок к «наидидному». Он отличается от такового большим объ-

емом мускулатуры (верхняя граница мезомиарии) и меньшим развитием кольцевого слоя при сохранении приблизительно одинаковых с наидидами различий в толщине кольцевого слоя в передних и задних отделах тела (кольцевой слой переднего отдела в два раза толще, чем заднего).

Очень существенным различием между мускульными мешками обоих типов является сложная структура (объединение клеток в пучки) кольцевого слоя Lumbriculus. Очевидно, именно этим обстоятельством объясняется его меньшая сравнительно с наидидами относительная толщина: суммирование действия нескольких клеток дает больший эффект даже в случае меньшей общей относительной толщины их.

Плавание Naididae и Lumbriculus (бичеобразное движение) определяет близкие черты архитектоники их мускульного мешка. Связь с грунтом является причиной большего количества мускулатуры у Lumbri-

Таблица 2

Относительный объем мускульного мешка*

Семейство	Вид	Относит. объем двиг. мускулатуры, %	Местообитание	Основные формы движения
Naididae	Stylaria lacustris	17	Заросли водной, растительности, планктон озер	„Стилароидное" плавание, ползание
	Chaetogaster diaphanus	20	Заросли водной растительности	Неполное „шагание"
	Dero tubicola	24	Дно пресных водоемов	„Винтовое" плавание, ползание, внедрение в грунт
Lumbriculidae	Lumbriculus variegatus	28	Дно пресных водоемов	„Бичеобразное" движение (плавание), ползание, закапывание в грунт
Enchytraeidae	Pachydrilus lineatus	26	Водорослевые выбросы литорали	Ползание
Tubificidae	Ilyodrilus hammoniensis	27	Грунты водоемов	Ползание, вбуравливание в грунт, дыхательные колебания тела
	Limnodrilus hoffmeisteri	32		
Lumbricidae	Bimastus tenuis	38	Почва	Ползание, вбуравливание в грунт
	Eisenia rosea	49		
	Lumbricus terrestris	44		

* В таблице приводятся средние данные по каждому виду.

culus. Однако, несмотря на эту связь, данный вид очень далек от роющего типа мускулатуры, характерного для Tubificidae, так как связь с грунтом иного характера.

L. variegatus является «подповерхностным» видом. Он, как показали наблюдения в аквариуме, не проникает в глубь грунта на несколько сантиметров, как тубифициды, строящие там трубки, а скрывается обычно под самый верхний слой его, располагаясь почти параллельно поверхности дна. Если дно не оголено, а имеется нанос растительных остатков, L. variegatus скрывается среди них и совсем не входит в грунт.

В табл. 2 приведены данные по относительному объему мускульного мешка различных групп малощетинковых червей. Количество двигательной мускулатуры в теле исследованных видов олигохет представляет собой ряд последовательного увеличения от мезомиарии (Stylaria lacustris) до верхней границы полимиарии (Eisenia, Lumbricus).

Биометрическая обработка полученных данных показала достоверность разницы в величинах относительных объемов мускулатуры во всех случаях, за исключением следующих: 1) между данными по Lumbriculus variegatus и Enchytraeidae; 2) между данными по отдельным видам в пределах семейства Tubificidae и Enchytraeidae.

Фактором, определяющим объем мускульного мешка олигохет, является характер связи с грунтом.

IV. Относительный объем брюшной нервной цепочки олигохет и выделение типов организации малощетинковых червей

В табл. 3 сопоставляются относительные объемы двигательной мускулатуры и центральной нервной системы (брюшная нервная цепочка) у различных групп малощетинковых червей.

Таблица 3

Относительный объем двигательной мускулатуры и центральной нервной системы различных групп олигохет

Семейство	Относительный объем двигательной мускулатуры, %	Относительный объем нервной системы, %	Экологическая характеристика группы
Naididae	17—24	1,7—1,8	Надгрунтовые формы, в подавляющем большинстве связанные с водной растительностью
Lumbriculidae (L. variegatus)	28	1,3	Поверхностно-грунтовая форма
Enchytraeidae	26—27	1,2	Грунтовые, малоподвижные
Tubificidae	27—32	0,8	Водные грунты, живут в трубках
Lumbricidae	40—50	0,6—0,7	Роющие почвенные формы

Приведенные в табл. 3 данные по количеству двигательной мускулатуры и объему нервной системы различных групп олигохет позволяют выделить несколько типов организации, определяемых экологией движения. Четко могут быть очерчены три типа организации:

1. «Мускульный» тип (сем. Lumbricidae — дождевые черви). Характеризуется мощным мускульным мешком (относительный объем его 40—50%) с усложненной гистологической дифференцировкой мускульной ткани и небольшой по объему нервной системой (0,6—0,7%

от всего объема тела). Этот тип организации выработался в результате приспособления к жизни в почве, к движению в твердой среде, которое сопряжено с преодолением большого сопротивления и вследствие этого не позволяет развивать большие скорости. Полимиария и усложнение гистологического строения мускулатуры — результат отбора на преодоление сопротивления почвы при роющем образе жизни. Олигонейрия — следствие отсутствия острого отбора на быстроту движения у земляных червей, защищенных самим образом жизни в почве и находящих там достаточное количество органического вещества. Полную противоположность описанной организации дождевых червей представляет:

2. «Нервный» тип (сем. Naididae). Объем двигательной мускулатуры невелик — менее 25% от общего объема тела; нервная система имеет, напротив, сравнительно сильное развитие, составляя 1,7—1,9% всего объема тела. Головной ганглий имеет часто сложно-расчлененную форму. Многие виды обладают органами зрения (глазные пятна). Организация Naididae сложилась в пресных водоемах, что способствовало развитию многообразных форм движения и выработке активного плавания. Жидкая среда, в которой совершается движение видов этого семейства, снижает запрос к количеству двигательной мускулатуры и минимальному размеру тела животного, а возрастание скорости движения приводит к усложнению нервной организации, которое проявляется в этом семействе олигохет в увеличении относительного объема центральной нервной системы, расчлененности головного ганглия и образовании органов зрения.

Некоторый промежуточный тип организации составляют Tubificidae — обитатели пресноводных грунтов, живущие в трубках.

3. Тип трубочника (сем. Tubificidae). Характеризуется средним объемом мускульного мешка (около 30%) и небольшим объемом нервной системы (около 0,8%). Настоящий тип организации — следствие своеобразного малоподвижного образа жизни в донных отложениях водоемов, т. е. в более мягких по сравнению с почвами суши грунтах.

Исследованные виды Enchytraeidae и Lumbriculus близки по количеству двигательной мускулатуры (26—28%), но различаются по объему нервной системы (1,2—1,6%). Они не составляют общего эколого-морфологического типа организации. Мезомиария их формируется под влиянием различных экологических моментов. Enchytraeidae — малоподвижные и неспециализированные в движении формы защищенных биотопов. L. variegatus — поверхностно-грунтовая и плавающая форма.

Установление вышеупомянутых типов организации малощетинковых червей позволяет подойти критически к некоторым филогенетическим построениям в системе Oligochaeta.

До настоящего времени существовало два мнения по вопросу о направлении эволюционного развития малощетинковых червей. По Михаельсену (Michaelsen [5]), филогенетически первичной группой следует считать Aeolosomatidae, небольшое семейство пресноводных олигохет, крайне примитивных. Таким образом, оказывалось, что развитие класса шло в сторону усложнения организации (Aeolosomatidae → Naididae → →Tubificidae → Lumbriculidae → различные группы земляных червей).

В противоположность этому, Стефенсон [6] полагает, что Aeolosomatidae — вторично упростившаяся, деградировавшая ветвь малощетинковых червей и все развитие пресноводных олигохет (Phreodrilidae → → Tubificidae → Naididae → Aeolosomatidae) шло путем регрессивной эволюции. Стефенсон достаточно убедительно показывает черты вторичэволюции. Стефенсон достаточно убедительно показывает черты вторичного упрощения и ларвальности у Aeolosomatidae.

По нашему мнению, однако, нельзя согласиться с его общим положением о регрессивном направлении эволюции пресноводных олигохет.

Как показали наши данные, Naididae и Tubificidae не сравнимы по

общему уровню организации, а представляют собой различные эколого-морфологические типы, возникшие в процессе адаптивной радиации. Ведущим фактором формирования их явилась экология движения.

Полученные нами данные по относительному объему нервной системы у хорошо подвижных Naididae, а также строение (расчлененность) головного ганглия и наличие органов зрения говорят о повышении их нервной организации сравнительно с Tubificidae.

Количество двигательной мускулатуры у тубифицид — обитателей грунта — больше, чем у наидид. Однако у плавающих наидид имеется качественное усложнение мускульного мешка (наличие диагональных мышц), обеспечивающее бо́льшую гибкость тела.

Очень показателен в смысле оценки высоты организации олигохет анализ строения кровеносной системы в ряде Phreodrilidae — Tubificidae — Naididae.

Все виды Tubificidae имеют подкишечный сосуд, для некоторых родов (Bothrioneurum, Limnodrilus, Clitellio, Tubifex, Branchiura) описан надкишечный сосуд. В передних сегментах имеются пульсирующие «сердца» различного строения: они могут быть дорзовентральными комиссурами (пять пар у Ilyodrilus hammoniensis-, интестинальными и дорзовентральными (две пары у Branchiura) или только интестинальными. Большинство Tubificidae имеет сложную сеть «кожных» сосудов, пронизывающих стенку тела. Сложная структура кровеносной системы несомненно стоит в связи с значительным развитием мускульного мешка (толстая мышечная стенка тела) и размерами этих олигохет (в среднем 4—6 см).

Кровеносный аппарат Phreodrilidae проще, чем у Tubificidae. У них комиссуральные сосуды имеются только в II—VII сегментах.

Кровеносная система Naididae проста. У большинства видов комиссуральные сосуды представлены только в передних сегментах; однако у более крупных форм (например, Haemonais) они проходят во всех сегментах тела. Наидиды лишены над- и подкишечных сосудов и кожной сети. Это естественное следствие их малых размеров и мезомиарии.

Выводы

Основные формы движения олигохет, определяемые средой обитания различных групп этого класса,— движение в твердой среде (почве и водных грунтах), на границе двух сред и в жидкой среде (вода) — привели в процессе эволюционного развития к выработке различных типов мускульного мешка, отличающихся величиной относительного объема, соотношением толщины кольцевого и продольного слоев мускулатуры в разных отделах тела и некоторыми гистологическими особенностями строения. Удается выделить пять типов мускульного мешка: люмбрикульный, наидидный, тубифицидный, люмбрицидный и энхитрейдный.

Сопоставление относительных объемов двигательной мускулатуры и центральной нервной системы экологически различных групп малощетинковых червей позволяет выделить три основных типа организации: мускульный (сем. Lumbricidae), нервный (сем. Naididae) и тип трубочника (сем. Tubificidae). Указанные эколого-морфологические типы организации — следствие адаптивной радиации в различные среды обитания (почва, грунты водоемов и вода), путем которой шла эволюция класса.

Литература

1. Бабурина Е., Строение мускулатуры дождевых червей, Диссертация, 1946.— 2. Зенкевич Л. А., Очерки по эволюции двигательного аппарата животных, Журн. общ. биологии, т. V, № 3, 1944.— 3. Bock M., Observations anatomiques et hystologiques sur les Oligochètes, spécialement sur leur système musculaire, Rev. suisse zool.. 9, 1901.— 4. Hesse R., Zur Vergleichenden Anatomie der Oligocheaten, Ztschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894.— 5. Michaelsen W., Zur Stammesgeschichte der Oligochaeten, Zschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 134, Hft. 4, 1929.— 6. Stephenson J., The Oligochaeta, Oxford, 1930.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ПОСВЯЩАЕТСЯ ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА АЛЕКСЕЯ АЛЕКСЕЕВИЧА ЗАХВАТКИНА

ПРИЧИНЫ ОБРАЗОВАНИЯ ГИПОПУСОВ ХЛЕБНЫХ КЛЕЩЕЙ

С. В. СОРОКИН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Гипопальная стадия имеет большое значение в экологии хлебных клещей, как весьма устойчивая к неблагоприятным факторам среды, позволяющая виду выживать в условиях, летальных для других стадий. Практическое значение гипопальной стадии очень велико, а вместе с тем понятен и тот интерес, который вызывает вопрос о причинах появления гипопусов в колониях хлебных клещей. Между тем этот вопрос не может считаться решенным, так как относительно него существуют разноречивые мнения.

Например, Полежаев [4, 5] связывает появление гипопусов обыкновенного волосатого клеща Glycyphagus destructor (Schrk.) Ouds. с влажностью среды, условиями питания и периодом года. Ушатинская же [11] считает, что гипопусы этого клеща образуются постоянно, а при неблагоприятных внешних условиях происходит лишь их накопление, вследствие задержки превращения в следующую стадию и отмирания остальных стадий.

Яри (Jary [13]) установил, что подсушивание сметок с нимфами мучного клеща (Tyroglyphus farinae L.) всегда сопровождалось увеличением числа гипопусов, а повышение влажности стимулировало превращение последних в телеонимф. Шульце (Schulze [16]) и Цахер (Zacher [17]), наоборот, пришли к выводу, что влажность не влияет на образование гипопусов мучного клеща. Майкель (Michael [14]) считает, что гипопусы Glycyphagus domesticus (Deg.) и G. michaeli Ouds. наиболее часто образуются в многочисленных колониях этих клещей (в навозе и парниках) при благоприятных условиях существования, поэтому, по его мнению, эти условия, содействуя процветанию колоний хлебных клещей, содействуют и появлению гипопусов. К подобному заключению пришел и Рейтер (Reuter [15]) в отношении клеща Rhizoglyphus echinopus F. et R. Попов же [6] объясняет массовое появление гипопусов данного клеща сухостью среды и недостатком питания. Соколов [8] указывает, что в его опытах, а также опытах Шестериковой, гипопусы главным образом появлялись при порче кормового субстрата в условиях повышенной влажности. Наоборот, в условиях недостаточной влажности клещи вымирали, не образуя гипопусов (повидимому, Соколов говорит о мучном и волосатом клещах).

Приведенные примеры, не исчерпывающие всех высказываний по интересующему нас вопросу, говорят о разногласиях в определении причин, стимулирующих появление гипопусов хлебных клещей.

Наблюдения, накопленные мной при изучении хлебных клещей, касаются многих случаев появления гипопусов у различных видов и в различных условиях среды и позволяют сделать ряд обобщений, объясняющих причины образования гипопусов.

Исследования проводились в Кировской области с мая по октябрь 1938 и 1939 гг. и с сентября 1946 по январь 1948 г. в Череповецком районе Вологодской области с февраля по декабрь 1941 года.

Встречаемость гипопусов в колониях хлебных клещей

Из 38 видов хлебных клещей, зарегистрированных мной в районе работ, 21 вид вообще не имеет гипопальной стадии или, по крайней мере,

она до настоящего времени не установлена (см. список). Из числа же тех видов, у которых гипопальная стадия образуется, одни имеют форму гипопуса, совершенно не способную к самостоятельному передвижению и обычно остающуюся лежать в оболочке протонимфы (G. destructor, G. michaeli, G. domesticus), другие же образуют расселительную форму гипопуса, могущую передвигаться активно и имеющую в то же время специальные органы фиксации для прикрепления к животным-«переносчикам» или другим телам. По устройству органов фиксации различают два типа гипопусов: энтомофорный, приспособленный к переносу насекомыми или другими животными, вообще обладающий присасывательной пластинкой для закрепления на гладкой поверхности (у представителей сем. Tyroglyphidae и Saproglyphidae), и терохорный с фиксирующим аппаратом, приспособленным для обхватывания волосков на теле мелких млекопитающих (сем. Glycyphagidae).

Среди гипопусов первого типа можно наблюдать различные градации в пользовании органами прикрепления. Одни постоянно встречаются в состоянии форезии (перенос животными), другие мне не встречались в таком положении, и прикрепительный аппарат у них носит следы редукции (в частности это наблюдается у гипопусов рода Acotyledon). Вполне возможно, что в данном случае гипопусы утратили способность к закреплению на теле животных. У гипопусов терохорного типа подобной редукции органов фиксации не наблюдается.

Каждый из перечисленных 17 видов хлебных клещей обладает только одной формой гипопуса (подвижной или неподвижной) за исключением мучного клеща, который образует как расселительную форму гипопуса, часто встречающуюся в положении форезии на различных беспозвоночных животных, так и неподвижную [впрочем, последняя мне встречалась лишь в Сибири (Омская область)].

У отдельных видов гипопусы образуются не одинаково часто. Некоторые виды (R. macrocnemis, M. hypudaei, O. rara) известны пока только по гипопальной стадии, что дает основание считать ее обязательной в развитии каждой особи. Затем есть виды (F. wasmanni, C. rodionovi, A. redikorzevi, K. laevis), в колониях которых во всех случаях мне встретились гипопусы, причем процент последних варьировал в разных условиях среды. Это формы с более или менее ограниченным распространением, вследствие адаптации к специфическим условиям среды, например к гнездам муравьев (F. wasmanni), шмелей (K. laevis) или вообще к условиям повышенной влажности и температуры (C. rodionovi). У большинства же видов хлебных клещей гипопусы встречаются не во всех колониях, и можно наблюдать, что чем ближе условия среды к оптимальным для того или иного вида, тем меньше процент гипопусов; при оптимальных сочетаниях экологических факторов гипопусы обычно совершенно отсутствуют. Это обстоятельство свидетельствует о возможно-

Таблица 1

Встречаемость гипопусов в колониях некоторых видов хлебных клещей

	Мучной клещ	A. sokolovi	R. echinopus	T. tyrophagoides	F. fungivora	F. wasmanni	C. rodionovi	A. redikorzevi	K. laevis
Всего учтено колоний .	556	300	143	59	35	36	27	7	4
Из них с гипопусами (в %)	67	66	50	67	22	100	100	100	100

сти развития ряда поколений таких видов без гипопальной стадии и дает основание считать ее факультативной (табл. 1).

Список видов Tyroglyphoidea Кировской и Вологодской областей

I. Виды, не имеющие гипопальной стадии: 1) Tyrolichus casei (Ouds.), 2) Tyrophagus noxius A. Z., 3) T. perniciosus A. Z., 4) T. humerosus Ouds., 5) T. tenuiclavis A. Z., 6) T. vjatskensis S. Sor., 7) T. vjatscheslavi S. Sor., 8) Forcellinia sorokini A. Z. (in litt.), 9) Thyreophagus entomophagus (Lab.), 10) Calvolia mira A. Z. (in litt.). 11) C. olini sp. nov. (in litt.), 12) Chortoglyphus arcuatus (Tr.), 13) Glycyphagus fustifer Ouds., 14) G. cadaverum (Schrk.) Ouds., 15) G. ornatus Kram., 16) Cometacarus smirnovi A. Z., 17) Gohieria fusca (Ouds.), 18) Ctenoglyphus plumiger (C. L. Koch), 19) C. canestrini (Arm.), 20) Zachwatkiniella prima gen. sp. nov. (in litt.), 21) Robinisca sp. nov. (in litt.).

II. Виды, имеющие подвижных гипопусов: 22) мучной клещ (Tyroglyphus farinae L.), 23) T. tyrophagoides A. Z., 24) Acotyledon sokolovi A. Z., 25) A rhizoglyphoides A. Z., 26) A. redikorzevi A. Z., 27) Caloglyphus rodionovi A. Z., 28) Rhizoglyphus echinopus F. et R., 29) Forcellinia fungivora (Ouds.), 30) F. wasmanni (Mon.), 31) Kuzinia laevis (Duj), 32) Xenoryctes sorokini A. Z. (in litt.), 33) Robinisca macrocnemis A. Z., 34) Oliniella rara gen. sp. nov. (in litt.), 35) Myacarus hypudaei (C. L. Koch).

III. Виды, имеющие неподвижных гипопусов: 36) Glycyphagus destructor (Schrk.) Ouds. 37) G. michaeli Ouds., 38) G. domesticus (Deg.)

IV. В том числе виды, известные только по гипопальной стадии: R. macrocnemis, O. rara, M. hypudaei.

Условия среды и численность гипопусов хлебных клещей

В зависимости от условий среды и видового состава количество гипопусов в колониях хлебных клещей может варьировать от 0 до 100%. Значение видового состава определяется тем, что, во-первых, не все виды имеют гипопальную стадию и, во-вторых, как выше сказано, у отдельных видов гипопусы образуются не одинаково часто. Влияние условий среды сказывается в том, что отклонения их в ту или другую сторону от оптимума сопровождаются увеличением процента гипопусов. Это можно проследить как у широкораспространенных видов, заселяющих биотопы с существенно отличными экологическими факторами (например, мучной клещ, табл. 2), так и у видов, размножающихся лишь в определенных экологических условиях (F. wasmanni, табл. 2). Следует, однако, отметить, что неполовозрелых особей видов второй группы можно встретить и за пределами их местообитаний. Например, гипопусы и, реже, нимфы мирмекофильного вида F. wasmanni и обитающего лишь в гнездах шмелей K. laevis попадались мне в гнездах мышевидных грызунов на полях и лугах, в сене, соломе и т. п. Но полный цикл развития они имеют лишь в гнездах муравьев (F. wasmanni) или шмелей (K. laevis), и только здесь я находил половозрелых особей указанных клещей. K. laevis широко распространен в Палеарктике и описан по неполовозрелым стадиям более 100 лет назад. Имагинальная же стадия до последнего времени оставалась неизвестной, и лишь при исследовании местообитания этого клеща, т. е. гнезд шмелей, мне удалось впервые обнаружить и половозрелых особей K. laevis.

Характер влияния условий среды на количество гипопусов в колониях хлебных клещей я поясню несколькими примерами. Возрастной состав колоний F. wasmanni в разных зонах одного и того же гнезда (F. wasmanni заселяет гнезда многих видов муравьев, рассматриваемые же здесь материалы относятся к гнездам Formica r.-rufa L.) при значительной высоте холмика (в 80 см и более) неодинаков. В самой нижней зоне, на глубине 80—90 см от вершины холмика, можно найти все стадии развития F. wasmanni и сравнительно высокую плотность колоний. На глубине 50 см встречались гипопусы, телеонимфы и взрослые клещи, личинки же и протонимфы отсутствовали; следовательно, размножение здесь уже не происходило. В верхней зоне, до 20 см от поверхности хол-

Область	Биотопы	Встречаемость (В)							
		Мучной клещ		T. tyrophagoides		K. laevis		A. sokolovi	
		В	У	В	У	В	У	В	У
А	Гнезда в почве в лесу							100	100
А	„ птиц на земле в лесу	100	100						
Б	Гнезда муравьев в лесу	4	0,2						
А	Гнезда грызунов в почве на лугу	20	4,7	7	0,2	13	0,5	27	42
А	Гнезда шмелей на лугу					100	100		
Б	„ муравьев на лугу								
Б	Сено свежее на лугу	76	69	8	0,3			6	0,03
Б	„ старое „ „	99	96	50	21,1	1	0,01		
Б	Почва клеверного поля I			18	46			26	17
Б	Почва клеверного поля II	9	1,1	3	9			44	4,2
Б	Почва ячменного поля	5	0,03					22	21
Б	„ овсяного „							85	99
Б	„ ржаного „	77	4,3					61	72
Б	„ пшеничного „	5	0,1	5	9,9				
Б	„ льняного „	7	0,7					7	1
Б	Суслоны	19	9,8					9	0,7
Б	Растительные остатки на полях	12	2	17	44			25	8
Б	Гнезда грызунов в почве полей	4	0,3	6	0,1	19	0,3	86	85
А	Гнезда шмелей в почве полей					100	100		
Б	Солома на токах	83	15	5	0,09	5	0,09	77	67
Б	Растительные остатки на токах	60	34	30	0,5			55	36
Б	Сметки из овинов	100	64					100	3
Б	Рожь из зернохранилищ	52	89						
Б	Овес из зернохранилищ	100	19						
Б	Ячмень из зернохранилищ	95	77						
Б	Пшеница из зернохранилищ	75	26						
Б	Сметки из зернохранилищ	67	33	1,5	0,002			3	0,04
Б	Почва под зернохранилищами	62	19	13	2,2			68	51
Б	Сметки из овощехранилищ	85	83					36	4
А	Картофель из овощехранилищ	44	4,2					59	27
А	Корма концентрированные	83	85						
А	Сор из дворов	62	9,9					32	11,9

* Встречаемость — число проб, в которых найден данный вид, в процентах ко
ное обилие — число особей вида в процентах ко всем особям хлебных клещей в про

Таблица 2

биотопах Кировской (А) и Вологодской (Б) областей

и удельное обилие (У)*

A. redikorzevi		F. fungivora		F. wasmanni		C. rodionovi		R. echinopus		R. macronemis		M. hypudaei		G. destructor		G. michaeli	
В	У	В	У	В	У	В	У	В	У	В	У	В	У	В	У	В	У
				81	31												
		33	0,1					7	1,5			29	19				
				100	3,3												
						6	0,03										
								48	4								
								33	12								
		50	15					88	62								
								35	0,3								
								77	23								
		5	0,3					64	89								
								92	95								
		19	4,5					6	0,5	3	0,2						
								4	0,2	12	0,5						
		4	0,3	2	2,6			13	0,5	8	0,8						
								5	0,09					5	0,17		
								5	0,07								
														50	31,5	50	0,6
														53	11		
														37	81		
														32	23		
														50	74		
						4	1,6							76	64,1	1,5	0,15
4	0,8	1	0,6			7	10,4	17	13	6	0,77			3	0,06		
14	0,2					7	1	50	2,6					7	4,3		
								50	47,8								
														33	13,1	17	0,03
								17	0,01					5	0,5	71	68,8

всем зараженным хлебными клещами пробам одного или нескольких биотопов; удельбе или в сумме проб.

мика гнезда, я находил только гипопусов F. wasmanni. Как видно из табл. 3, соответственно глубине зоны муравейника меняются и экологические условия, именно — понижается температура и повышается влажность. В небольших (20—25 см высотой) гнездах муравья Lasius n.-niger L., расположенных на открытой солнечным лучам поверхности луга, в летний период (июнь — июль) имевших влажность от 15 до 19%, F. wasmanni был представлен также только гипопусами. Температура гнезд L. n.-niger в период обследования (июнь—июль, 12—15 часов) держалась в пределах 22—24°. Я склонен считать, что в обоих случаях лимитирующим фактором была влажность гнезд, так как температура 17—23°, при которой обнаружено максимальное количество гипопусов, находится в пределах, благоприятных для развития хлебных клещей.

Таблица 3

Количество гипопусов F. wasmanni в разных зонах гнезда F. r.-rufa в теплое время года (июнь—июль) (Вологодская область)

Средние показатели	Глубина зоны муравейника (в см)		
	15—20	40—60	80—90
Влажность гнезд (в %) . . .	17,2	27,7	41,7
Температура, °С	23,5	17,6	14,4
Число клещей на 1 дм³ . . .	6,1	55,0	75,0
% гипопусов	100,0	32,8	14,6

Очевидно влияние среды на появление гипопусов у A. sokolovi — довольно обычного вида, живущего в биотопах с сравнительно повышенной влажностью. В онтогенезе A. sokolovi гипопальная стадия, повидимому, не обязательна, так как колонии этого клеща без гипопусов встречаются нередко даже при высокой численности населения. Например, в большей части «ловчих» мешочков из почвы поля в колониях A. sokolovi гипопусов не было (табл. 4) [1]. Мешочки закапывались в почву полей дважды, почему и время опытов можно разделить на летний период (с 31 мая по 31 июля) и осенний (с 28 июля по 30 сентября) В первый период заселение «ловчих» мешочков происходило медленнее, и в течение приблизительно месяца клещи A. sokolovi встречались в мешочках в единичных экземплярах; лишь позже начали попадаться более или менее многочисленные колонии, в результате размножения особей, проникнувших сюда из почвы. Во второй период заселение мешочков происходило быстрее и колонии A. sokolovi можно было обнаружить через более короткий срок. Процент гипопусов варьирует в зависимости от влажности содержимого мешочков, именно — чем выше влажность, тем меньше процент гипопусов. При влажности в пределах 40—55% гипопусы отсутствовали даже при большой плотности колоний, лишь в редких случаях встречались единичные особи.

В почве под колхозными зернохранилищами гипопусы A. sokolovi составляют постоянный и значительный элемент фауны хлебных клещей. Из компонентов последней самым гигрофильным является R. echinopus, затем следует A. sokolovi и наименее требователен к влажности мучной клещ. В такой же последовательности окажутся эти виды, если расположить их по количеству гипопусов в колониях, наблюдаемых в одних и

[1] «Ловчими» мешочками я называю марлевые мешочки, наполненные размолотым зерном, смешанным с мелко нарезанным сеном и соломой. Мешочки закапывались в почву полей или лугов на глубину от 10 до 40 см. Объем мешочка 125 см³.

Таблица 4

Встречаемость гипопусов A. sokolovi в „ловчих" мешочках

Дата анализа	Температура, °С	Влажность (в %)	Всего особей	% гипопусов	Дата анализа	Температура, °С	Влажность (в %)	Всего особей	% гипопусов
19.VI	14,0	44,3	1	0	27.VIII	13,2	50,3	238	0
„	12,8	42,3	6	0	„	—	32,3	436	0
2.VII	15,0	51,8	6	0	„	15,4	32,6	36	0
„	14,2	55,1	2	0	„	—	50,6	320	0
„	—	54,0	5	0	10.IX	10,3	54,6	712	0
16.VII	18,2	33,3	1 040	4,7	„	—	49,0	576	0
„	—	38,4	6 752	9,0	„	10,1	41,3	2?0	0
„	—	27,6	158	12,8	„	—	45,3	704	0
„	—	48,6	2 040	0,08	30.IX	7,4	37,1	15 628	0
31.VII	—	24,6	58 808	10,7	„	—	50,5	42 409	0,002
„	—	17,3	1 433	22,9	„	7,0	42,6	4 198	0
„	—	20,3	13 312	14,8	„	—	38,3	14	0
„	—	28,6	300	26,6					

тех же условиях влажности. У всех этих видов гипопальная стадия является факультативной; она отражает соответствие условий среды экологическим требованиям вида, так как процент гипопусов возрастает по мере ухудшения условий среды, в данном случае условий влажности (табл. 5).

Таблица 5

Количество гипопусов хлебных клещей в почве под колхозными зернохранилищами (по месяцам)

	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
R. echinopus:										
Всего особей . .			121		914		80	157	243	
В том числе гипопусов . . .			121		904		49	142	243	
%			100		99		61	90	100	
A. sokolovi:										
Всего особей . .	6	374	532	1510	651	274	840	225	1313	114
В том числе гипопусов . . .	6	347	297	560	564	254	691	213	1271	105
%	100	93	56	37	87	96	82	94	97	92
T. farinae:										
Всего особей . .	1	44	214	168	284	62	894	466	29	10
В том числе гипопусов . . .	1	4	48	30	127	13	423	367	17	10
%	100	9	22	18	44	21	47	78	58	100
Средняя влажность	12,0	16,8	28,6	26,3	23,4	24,4	22,8	29,5	31,8	—
Средняя температура				+8,6	14,4	13,6	7,8	+0,8	−5,3	—

Резкое ухудшение условий среды влечет за собой полное исчезновение из колоний A. sokolovi вегетативных стадий и выживание, конечно до известных пределов, только гипопусов.

Колонии A. sokolovi, состоящие из одних гипопусов, были обнаружены в двух гнездах, выкопанных мной из почвы в лесу. Гнезда, хозяева которых остались неизвестными, помещались на глубине 40 и 70 см и имели нежилой вид. Объем их около 300 и 500 см³, влажность 29,7 и 25,3%, температура 12,5 и 9,4° (выкопаны в августе и сентябре). В одном гнезде было найдено 473 (тогда неизвестных) гипопуса, в другом — 5,5—6 тысяч. При таких же условиях влажности и температуры в «ловчих» мешочках и в почве под зернохранилищами в колониях A. sokolovi еще удерживались вегетативные стадии. Очевидно, в данном случае лимитирующим был иной фактор, возможно недостаток питания. Действительно, помещенные на свежий питательный субстрат (молотое зерно) гипопусы быстро превратились в телеонимф, а последние в половозрелых клещей A. sokolovi.

Наиболее влаголюбивым видом из числа зарегистрированных мной хлебных клещей является R. echinopus, общеизвестный и широко распространенный вредитель корне-клубнеплодов и в особенности лука и декоративных лилейных (Liliaceae). Повреждая здоровые луковицы, R. echinopus оказывается причиной их загнивания и продолжает размножаться в них, когда внутренние, мясистые листья превратятся в жидкую массу [6]. Вместе с тем он живет и в менее влажной среде — в почве полей, под зернохранилищами и т. п. В обследованных мной биотопах R. echinopus встречался нередко, но в некоторых из них (суслоны, зерно, солома, растительные остатки на токах и т. п.) был представлен лишь единичными гипопусами. Массовые скопления гипопусов R. echinopus обнаружены в почве под колхозными зернохранилищами весной и осенью, при температурах отрицательных или близких к ним (табл. 5). В теплый период года гипопусы являлись здесь также основным элементом колоний этого клеща, и бо́льшая часть колоний (60%) даже в это время состояла из одних гипопусов.

В «ловчих» мешочках из почвы полей гипопусы R. echinopus были найдены не во всех колониях; при влажности содержимого мешочков от 30 до 40% встречаемость гипопусов здесь была наименьшей. Как видно из табл. 6, при влажности содержимого мешочков выше 40% количество гипопусов R. echinopus вновь повышается, однако это объясняется не отрицательным влиянием влажности, а порчей пищевого материала, вследствие высокой плотности колоний. Действительно, численности колоний R. echinopus при такой влажности несравненно выше, чем при других ее величинах (табл. 6). Следовательно, при влажности более 40% размножение происходило интенсивнее, что вызывало усиленную порчу

Таблица 6

Встречаемость гипопусов R. echinopus при разной влажности субстрата в „ловчих“ мешочках из почвы полей

	Процент влажности			
	до 20	20,1—30	30,1—40	свыше 40
Встречаемость гипопусов	85,7	61,5	11,4	20,7
Число случаев	7	13	35	29
Удельное обилие	30,5	40,0	8,8	3,6
Средняя плотность	56	66	35	214

субстрата, отразившуюся неблагоприятно на развитии клеща и послужившую причиной перехода протонимф в гипопусов. Процесс этот находился в начальной стадии, о чем можно судить по небольшому проценту гипопусов.

В просмотренных пробах картофеля и лука в 36 случаях были найдены колонии R. echinopus и только в семи из них были гипопусы в небольшом числе (среднее для семи проб колоний — 4,6%). При этом в шести случаях лук был взят из наиболее сухих мест. Причиной появления гипопусов в колониях R. echinopus здесь, несомненно, послужила недостаточная влажность воздуха, при которой лук стал подсыхать. В колониях на картофеле, взятом из подполий, и в луке, хранившемся в условиях повышенной влажности, лишь в одном случае найден один гипопус.

Факт существования колоний R. echinopus без гипопальной стадии характеризует последнюю как не обязательную в онтогенезе и говорит о том, что при оптимальных условиях среды развитие протекает минуя ее. Но при ухудшении условий среды вследствие недостаточной влажности, низких температур или порчи пищевого материала в колониях R. echinopus появляются гипопусы и, в зависимости от степени отклонения факторов среды от оптимума, количество их может достичь 100%.

Таким образом, в колониях A. sokolovi и R. echinopus количество гипопусов варьирует и в крайних случаях они или совершенно отсутствуют (при оптимальных условиях среды), или, наоборот, оказываются единственными представителями вида (когда развитие полностью подавлено неблагоприятными условиями среды). Однако последнее состояние у этих видов встречается реже, чем периоды размножения. Но у некоторых видов перерывы в развитии бывают длительнее; обычно такие виды можно найти лишь в стадии гипопуса, примером чему служит C. rodionovi.

В районе моих исследований C. rodionovi имеет ограниченное распространение. В Кировской области он совершенно не обнаружен, а в Вологодской зарегистрирован лишь в трех пунктах; в фуражном зерне, просыпи зерна под колхозными зернохранилищами, в сене и в овощехранилищах. В 21 случае из 26 C. rodionovi был представлен только гипопусами, количество которых иногда достигало нескольких тысяч особей на 1 дм^3. Вегетативные стадии найдены лишь в просыпи зерна под зернохранилищами (в количестве менее 2%). Очевидно, благоприятное сочетание факторов среды вызвало на короткое время размножение этого клеща в трех микростациях, но как только оно распалось, вид оказался в среде, не соответствующей развитию, которое и остановилось на стадии гипопуса. C. rodionovi является, таким образом, видом, не имеющим определенной экологической «ниши» в биоценозах обследованных мной биотопов Череповецкого района. Это подтверждается отсутствием его в более континентальных условиях Кировской области и довольно широким распространением в южных районах страны — Башкирии, Северо-Кавказском крае, на Украине, где он встречается даже в полевых условиях. Родионов [7] относит C. rodionovi к видам теплолюбивым, которые в большей части Союза могут развиваться лишь в отапливаемых помещениях, а Захваткин [2] отмечает, что вегетативные стадии и взрослых клещей он находил при влажности не ниже 22,3%. Следовательно, для нормального развития C. rodionovi требуются такие условия температуры и влажности, которые в Череповецком районе имеют место в редких случаях. Поэтому периоды разрыва между экологическими требованиями вида и условиями среды носят длительный характер, и пассивное состояние, переносимое в стадии гипопуса, представляет существенный момент в экологии C. rodionovi, а не кратковременное явление.

Я не могу согласиться с мнением Майкеля (Michael [14]), что гипопусы C. michaeli появляются при оптимальных условиях среды. Май-

кель говорит, что гипопусы появляются в условиях, благоприятных для массового размножения этих клещей. О благоприятных условиях он судил по численности клещей, что вполне естественно. Но здесь следует учесть, что для образования многочисленных колоний хлебных клещей требуется соответствующая повышенная влажность субстрата и определенный период времени. Оба эти фактора благоприятны не только для размножения клещей, но и для развития многих других животных, бактерий и грибов. В результате жизнедеятельности как клещей, так и прочих живых существ происходит усиленное разложение субстрата, что, изменяя кислотность среды и другие факторы ее, отрицательно отражается на развитии клещей, и в их колониях, при видимом процветании последних, появляются гипопусы.

Ушатинская [11] в результате своих наблюдений над G. destructor пришла к выводу, что в популяциях этого вида образование гипопусов происходит постоянно при температуре от 5 до 30° и влажности зерна от 13,2 до 17,2%, т. е. при условиях среды, оптимальных или близких к таковым. Из большого числа обработанных мной проб, содержавших колонии G. destructor, я для сравнения беру 84 пробы, отсевы которых были просмотрены под лупой, а затем под бинокуляром. Они состояли из разнообразных субстратов (зерно, зернопродукты, концентрированные корма, сено, солома, сор и т. п.) и были взяты из сельских и городских жилищ, хозяйственных построек, продовольственных складов, зернохранилищ и т. д. Из этих проб только в трех пробах найдены гипопусы. Особенно большое число их было в сметках из чулана и в банке со старыми отрубями (сколо 2 лет хранения), при небольшом проценте (менее 1) половозрелых клещей и отсутствии других стадий. Отруби взяты в октябре, после 2—3-недельного периода низких температур (значительно ниже 0°). Следовательно, контролирующим фактором здесь была низкая температура. В то же время в другом случае даже при значительной плотности колоний G. destructor (около 40—50 тысяч на 1 дм^3), но в свежем и рыхлом субстрате (мякина) гипопусов этого клеща не оказалось. Таким образом, несомненно, что гипопусы G. destructor отсутствуют в его колониях при нормальных для вида условиях среды и появляются при их ухудшении. Об этом же говорят результаты исследований хлебных клещей в зернохранилищах [10].

Динамика гипопусов в колониях хлебных клещей

Изменения условий среды, вызываемые причинами сезонного или иного порядка, отражаются на состоянии колоний хлебных клещей; в крайних случаях последние погибают или, прекращая развитие, остаются в стадии гипопуса. При этом у некоторых видов гипопальная стадия может служить своеобразным индикатором соответствия условий среды экологическим требованиям вида.

При анализе свежего сена, взятого из стогов, незадолго до того (4—5 дней) сметанных на одном из лугов Череповецкого района, было найдено пять видов хлебных клещей, в том числе мучной клещ, который оказался только в стадии гипопуса (табл. 7). Помимо гипопусов мучного клеща в это время найдены гипопусы A. sokolovi и C. rodionovi. В августе, при втором обследовании этого сена, было установлено, что мучной клещ сильно размножился и в его колониях уже не было гипопусов. Клещей A. sokolovi и C. rodionovi не найдено. Повидимому, условия среды не соответствовали экологическим требованиям последних двух видов, и превращения их гипопусов в телеонимф и дальнейшего развития последних не произошло, они не основали здесь колоний (табл. 8). Для мучного клеща, обладающего чрезвычайно большой экологической пластичностью, сено является одним из многих местообитаний, поэтому гипопусы его превратились в телеонимф, началось развитие популяций в

свежем сене. В течение августа и сентября численность мучного клеща здесь возросла более чем в 10 раз, но гипопусов не встречалось. Следовательно, в благоприятной среде размножение мучного клеща происходило без гипопальной стадии.

Таблица 7

Возрастные изменения популяций мучного клеща в сене

Этапы развития	Время обследования	Удельное обилие стаций					Средние показатели	
		взрослые	телеонимфы	гипопусы	протонимфы	личинки	температура	влажность
Заселение свежего сена . . .	VII	0	0	100	0	0	20,7	26,8
Интенсивное размножение . .	VIII	85	5	0	7	3	17,5	20,1
„ „ . .	IX	31	58	0	9	2	10,9	22,0
Угнетение низкой температурой	X	33	2	8	54	3	3,4	26,5
Зимний период	II—IV	1	5	89	4	1		
Размножение после зимы . . .	VI	56	32	0	11	1	15,6	34,2
Угнетение от разложения сена	VII	10	14	74	0	0	19,8	29,0
Прекращение развития	IX	0	0	100	0	0	8,9	40,1

Таблица 8

Динамика хлебных клещей в свежем сене

Время обследования	Число проб	Среднее число клещей на одну пробу	Встречаемость и удельное обилие клещей						
			мучной клещ	T. tenuiclavis	C. mira	T. perniciosus	T. tyrophagoides	A. sokolovi	C. rodionovi
23.VII—13.VIII . . .	65	47	90 59,8	73 32,9	— —	4 0,3	— —	9 6,3	4 0,6
10.IX—13.X	30	538	72 39,1	88 59,5	60 0,5	8 0,03	16 0,7	— —	— —
23.X	16	4367	100 92,4	100 7,5	50 0,06	— —	— —	— —	— —
26.II—29.V	88	500	98,8 96,4	51 3,4	5 0,06	— —	1 0,004	— —	— —

В октябре температура сена понизилась до 2,3° (средняя 3,5°), одновременно с этим в колониях мучного клеща появились гипопусы. Таким образом, можно полагать, что именно понижение температуры до пределов, не благоприятных для развития мучного клеща, оказалось причиной перехода протонимф в гипопусов. Анализ сена зимой, когда развитие клещей полностью прекратилось, показал, что почти все население колоний мучного клеща состояло из гипопусов (табл. 7).

В течение зимы сено, как известно, увозится с лугов, а поэтому для дальнейших анализов приходилось брать пробы его из остатков на том месте, где стоял стог. Качество этих остатков было различно по влажности и степени разложения; естественно, что и состояние колоний хлеб-

ных клещей здесь также было неодинаково. В хорошо сохранившихся остатках сена гипопусов при первых обследованиях обнаружить не удалось, но в дальнейшем, по мере разложения сена, они стали встречаться, и к осени в наиболее гуминизированных, дважды перезимовавших образцах сена мучной клещ был представлен только гипопусами. В данном случае массовое появление гипопусов мучного клеща было вызвано разложением сена, т. е. ухудшением качества пищевого субстрата. Это с очевидностью подтверждается сравнением состояния колоний мучного клеща в свежем и гнилом сене. Пробы того и другого не особенно резко отличались по влажности и были взяты приблизительно в одно время. Как видно из табл. 9, в свежем сене, несмотря на высокую плотность колоний, гипопусов нет, в то время как в гниющем сене они составляют значительную часть населения.

Таблица 9

Количество гипопусов мучного клеща в сене разного качества

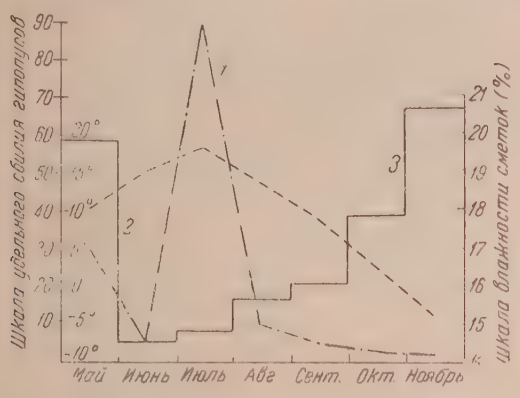
Свежее сено				Гниющее сено			
Дата анализа	Влажность (в %)	Количество особей		Дата анализа	Влажность (в %)	Количество особей	
		всего	% гипопусов			всего	% гипопусов
24.VII	36,4	70	0	15.VII	36,6	816	36,5
21.VIII	19,8	52	0	15.VIII	19,9	33	48.5
23.IX	28,3	1020	0	1.IX	36,6	170	81,2
„	26,9	5888	0	„	28,4	7	100

При изучении хлебных клещей в сметках из колхозных зернохранилищ установлено, что мучной клещ реагирует на изменение влажности среды увеличением или уменьшением в его колониях количества гипопусов. Анализы сметок проводились с марта по декабрь, мучной клещ встречался в них с мая по ноябрь. Температурный режим сметок, рассыпанных тонким слоем на полу или скопившихся в небольшом количестве по углам и в щелях, можно считать близким к таковому воздуха. С половины мая до начала октября он находился в пределах, не лимитирующих размножения мучного клеща, так как, по многолетним данным, средняя температура воздуха для района работ в мае +10,0°, а в октябре +2,4°. Разложения сметок практически было не заметно, поэтому в этот период фактором, определяющим состав популяций мучного клеща и само существование последних, остается влажность сметок.

В мае, при средней влажности сметок 18,8% (берется влажность только тех проб, в которых найден мучной клещ), в колониях мучного клеща гипопусы составляли 28% населения. Понижение влажности сметок в июне до 16,1% не отразилось отрицательно на развитии мучного клеща, общие же условия среды улучшались благодаря повышению температуры до 14,6° (средняя). В связи с этим в июне количество гипопусов уменьшилось до 5%. В третьей декаде июня влажность сметок упала до 14,1%. Это обстоятельство нарушило нормальное развитие мучного клеща, протонимфы последнего стали в массе превращаться в гипопусов, в результате чего число их в июле достигло 89% (см. рисунок).

Влажность сметок в июле продолжала оставаться на низком уровне (средняя 14.6%), но повышение ее в августе до 17,8% сопровождалось резким уменьшением числа гипопусов до 10%. Несомненно, что влаж-

ность из фактора, угнетающего развитие мучного клеща, превратилась в фактор благоприятствующий. В сентябре влажность сметок равнялась 16,2%, а число гипопусов 6%. Сентябрьское состояние популяций мучного клеща оказалось идентичным с июньским, когда при влажности сметок 16,1% гипопусов было 5%. В последующем продолжается процесс увеличения влажности сметок и уменьшения числа гипопусов, но приблизительно со второй половины октября температурный режим стал неблагоприятным для мучного клеща, и с этого времени низкий процент его гипопусов следует объяснять миграцией последних из сметок под влиянием холода. В ноябре, при средней температуре —4°, в популяциях мучного клеща были еще почти все стадии, за исключением личинок. Следовательно, эмбриональное развитие его в это время уже прекрати-



Влияние влажности сметок на образование гипопусов мучного клеща

1 — обилие гипопусов, 2 — температура воздуха, 3 — влажность сметок

лось, но продолжалось превращение стадий постэмбрионального развития. В декабре хлебных клещей в сметках уже не найдено. За пределами определенного максимума влажности субстрата развитие мучного клеща также прекращается и в его колониях остаются одни гипопусы.

Анализы гнезд мышевидных грызунов (преимущественно серой обыкновенной полевки — Microtus arvalis Pall.) показали, что в большей части гнезд (85,7%), добытых 16 июня путем раскопок нор на клеверном поле второго укоса, имелись гипопусы мучного клеща и A. sokolovi. Раскопки, произведенные 9 августа и позже, дали всего 10% гнезд с гипопусами. Это различие можно объяснить тем, что при раскопках 16 июня взято много старых гнезд, подвергнувшихся до известной степени разложению, тогда как позднее были раскопаны гнезда, преимущественно вновь заложенные, из свежего материала, в которых обитали молодые популяции хлебных клещей.

Особый интерес имеют виды, известные пока только по гипопальной стадии. Так, например, в пробах почвы из-под одного зернохранилища в течение периода с мая по декабрь мне встречался R. mastosemis. При этом, несмотря на сезонные изменения условий среды и систематическое обследование (шесть раз), в скоплениях особей этого клеща не наблюдалось ни развития, ни размножения; они неизменно состояли только из гипопусов. В каких условиях происходит развитие R. mastosemis, осталось неизвестным, несмотря на большое число обследованных биотопов с самыми разнообразными экологическими условиями.

В гнездах мышевидных грызунов на лугах, реже на полях встречаются гипопусы (герохорного типа). M. hypudaei (у меня было 34 слу-

чая групповых и одиночных находок). Иногда они попадаются в скоплениях мертвых растительных остатков на поверхности почвы, заносимые сюда, по всей вероятности, хозяевами обитаемых ими нор. Хотя M. hypudaei известен сравнительно давно (с 1841 г.), но установить какие-либо другие стадии этого вида, помимо гипопальной, не удалось никому. Возможно, что это связано с сезонным характером развития данного вида. Действительно, я производил раскопки нор как на лугах, так и на полях главным образом во вторую половину лета и осенью, когда луга обкашивались, а с полей убирался хлеб. Отсюда можно предполагать, что M. hypudaei к осеннему периоду прекращает развитие, оставаясь на зиму в стадии гипопуса. Нет оснований считать, что гипопусы M. hypudaei появляются в результате ухудшений условий среды, так как этот вид обитает биотоп, характеризующийся, как известно, сравнительной монотонностью экологических факторов, и встречается здесь независимо от степени разложения субстрата. Переход M. hypudaei к осеннему времени в гипопальную стадию можно расценивать как приспособление вида к расселению вместе с летним поколением грызунов и перенесению связанных с этим неблагоприятных факторов.

Третий известный только по гипопальной стадии вид (из моих материалов) — O. rara — найден на насекомых растительноядных и плотоядных, соприкасающихся с поверхностью почвы: Chorthippus mollis Charp., Ch. albomarginatus Deg. (Acridiidae), Ophonus punctatus Dft., Amara familiaris Dft., Harpalus latus F., Platisma lepidum Leske (Carabidae). Несомненно, что многие переносчики гипопусов. O. rara не вошли в этот список, так как насекомые в моих исследованиях занимали скромное место. Помимо насекомых, O. rara обнаружен в единичных экземплярах по одному разу в гнезде полевки на поле и в кучке сена на поле. Довольно большое число видов насекомых, притом из разных экологических групп, на которых найдены гипопусы O. rara, говорит о том, что это довольно распространенный вид. Возможно, что гипопусы O. rara являются стадией какого-нибудь уже известного вида, принадлежность к которому пока не доказана.

Таким образом, перечисленные три вида, известные только по гипопальной стадии, имеют каждый свои экологические особенности.

R. macrochemis обитает в почве под зернохранилищами и, возможно, какой-то лимитирующий фактор остановил развитие вида на некоторый срок; M. hypudaei — стенотопный обитатель гнезд грызунов, и есть основание считать, что развитие этого вида ограничено определенным сезоном; O. rara, очевидно, связан с растительным детритом на почве и в почве, и расселение при посредстве соответствующих групп насекомых является особенно существенным моментом его экологии, так как из всех трех видов он наиболее часто встречается в состоянии форезии.

Мы не располагаем пока равномерными материалами по фауне хлебных клещей разных географических пунктов, а потому лишь с этой оговоркой можем сравнить значение гипопальной стадии в фаунах хлебных клещей Казахстана [3], Украины [12] и «подзоны тайги» [9]. Как видно из таблицы 10, количество видов, имеющих гипопальную стадию, в этих пунктах различно и тем больше, чем континентальнее климат. В жарком и сухом климате Казахстана меньше круг полевых биотопов, заселяемых хлебными клещами, затруднительнее переселение последних в новые объекты и обмен компонентами отдельных колоний. Разобщенность местообитаний хлебных клещей, ограниченность контакта их фауны вследствие длительного сухого и жаркого периода, очевидно, способствовали адаптации многих видов к определенным узким экологическим условиям. Это вызывало необходимость длительных миграций, прежде чем вид попадал в среду, благоприятную для размножения. Миграции хлебных клещей при таких климатических факторах требуют высокой сопротивляемости губительному действию последних, и преимущество

оказывается на стороне видов, имеющих гипопальную стадию. Поэтому мы видим в фауне хлебных клещей Казахстана такой большой процент видов с гипопусами и значительное количество из них известно только по этой стадии.

В «подзоне тайги» при сравнительно высокой влажности заселяемых хлебными клещами биотопов и достаточной влажности окружающей среды расселение происходит в несравненно больших масштабах даже у видов, не имеющих гипопальной стадии. Действительно, здесь обнаружено наибольшее число видов, не образующих гипопусов (табл. 10), и только здесь мы видим самый богатый комплекс видов рода Tyrophagus (шесть видов), у которых нет гипопальной стадии. Отсутствие последней не служит препятствием к широкому распространению их в многочисленных биотопах, и они одними из первых заселяют вновь образованные скопления растительных остатков, даже такие незначительные, как колосья, отдельно лежащие на поверхности почвы полей. В сравнительно «мягких» по влажности условиях «подзоны тайги» значение гипопусов как стадии расселения менее важно, чем в южных районах; этим можно объяснить снижение способности некоторых гипопусов пользоваться своим прикрепительным аппаратом, который носит следы редукции. Примером, как выше отмечено, может служить A. sokolovi — довольно обычный во многих биотопах вид. Несмотря на частые случаи обнаружения гипопусов этого клеща, мне ни разу не пришлось видеть их в состоянии форезии или вообще прикрепившимися к какому-либо предмету. Попутно отмечу, что например, гипопусы мучного клеща, относящиеся, так же как и гипопусы A. sokolovi, к энтомофорному типу, будучи потревожены, часто прикрепляются в той поверхности, на которой находятся, так крепко, что их бывает трудно оторвать. Снижение роли гипопусов в экологии A. sokolovi находится, видимо, в связи с распространением его, которое ограничено средней и северной полосой. В южных районах страны (Украины, Казахстана) [2, 3] A. sokolovi не обнаружен, но здесь имеются другие виды рода Acotyledon, большинство из которых известно только по гипопусам. У A. sokolovi гипопусы были установлены через несколько лет после обнаружения других стадий, в южных же районах в большинстве случаев первыми представителями рода Acotyledon оказываются гипопусы. Это подчеркивает, что в сравнительно влажных климатических условиях у видов, обитающих в полевых биотопах, гипопальная стадия теряет то основное значение в цикле развития клещей, какое она имеет у большинства видов в южных засушливых районах.

Таблица 10

Количество видов хлебных клещей, имеющих гипопальную стадию, в фаунах некоторых географических пунктов

Зарегистрировано видов хлебных клещей	Подзона тайги	Украина	Казахстан
Всего видов	38	18	17
Имеющих гипопальную стадию (в %) . .	45	61	82
Известных только по гипопусам (в %) . .	7	11	41

Выводы

1. В колониях отдельных видов хлебных клещей, имеющих гипопальную стадию, гипопусы могут быть обязательными компонентами и даже у некоторых видов — единственными представителями (R. macrochelis, M. hypudaei и др.), или же, в зависимости от условий среды, варьиро-

вать в численности, а при оптимальных условиях совершенно отсутствовать в ряде поколений (мучной клещ, A. sokolovi, R. echinopus и др.). У видов эвритопных (мучной клещ, A. sokolovi, R. echinopus и др.) гипопусы в колониях встречаются в общем реже, чем у видов стенотопных, адаптированных к определенным условиям какого-либо биотопа. (F. wasmanni, K. laevis и др.). Однако такая адаптация еще не связана непременно с наличием в цикле развития гипопальной стадии, что можно видеть на примере мермикофильных видов T. vjatskensis, T. vjatscheslavi, сенного клеща C. mira и др., совершенно не имеющих гипопальной стадии. Гипопусы чаще появляются на периферии ареала вида, где условия могут быть неблагоприятными для развития в течение длительного периода (C. rodionovi и др.). Сказанное выше не относится к фауне хлебных клещей в биотопах, защищенных от факторов внешней среды (складское и домашнее хозяйство).

2. У одних видов хлебных клещей гипопальная стадия является факультативной и часто служит показателем соответствия условий среды экологическим требованиям вида. У других же она, повидимому, обязательна в онтогенезе, по крайней мере у некоторых поколений. В последнем случае есть основание говорить о сезонном типе развития и сезонной диапаузе, в отличие от задержки развития под влиянием неблагоприятных условий среды, хотя бы и в течение длительного времени.

3. Причинами появления гипопусов хлебных клещей у видов, имеющих факультативную гипопальную стадию, служат неблагоприятные факторы среды — температура, влажность и кислотность, как результат разложения пищевого материала. Биотические факторы могут играть роль катализаторов процесса разложения органического вещества — субстрата биотопа, и в таком понимании они имеют несомненное значение в стимуляции появления гипопусов. У нас нет данных для того, чтобы говорить о превалирующем значении того или иного фактора среды в качестве причины образования гипопальной стадии.

4. Фауна хлебных клещей определенного географического района носит следы влияния климатических факторов. В засушливых и жарких районах обитают ксерофильные, приспособленные к миграции виды, большинство которых имеет гипопальную стадию, многие же известны только по последней. В средней и северной части страны преобладают виды, не имеющие гипопальной стадии, а среди имеющих последнюю много влаголюбивых форм. При этом роль гипопусов как стадии расселения у некоторых видов, повидимому, снижается и в связи с этим прикрепительный аппарат последних носит признаки редукции. С потерей функции расселения гипопус остается как стадия «выживания» в периоды депрессии развития, что позволяет виду удерживаться в таких условиях, в которых без гипопальной стадии он не смог бы выжить.

Литература

1. Захваткин А. А., О распространении хлебных клещей в полевых условиях, Зоол. журн., т. XV, вып. 4, 1936.—2. Захваткин А. А., Тироглифоидные клещи (Tyroglyphoidea), Фауна СССР, т. VI, вып. 1, 1941.—3. Каменский А. Ф., Хлебные клещи в целинных степях Казахстана, Зоол. журн., т. XIX, вып. 4, 1940.—4. Полежаев В. Г., Влияние влажности воздуха на образование гипопусов у волосатого клеща Glycyphagus destructor Schr., Зоол. журн., т. XVII, вып. 1, 1938.—5. Полежаев В. Г., Влияние голода на образование гипопусов у волосатого клеща (Glycyphagus destructor Schr.), Зоол. журн., т. VII, 4. 1938.—6. Попов К. И., Материалы к познанию фауны лука в Татарской республике, Изв. Казанского ин-та сельского хозяйства и лесоводства, часть агрономическая, № 1, 1929.—7. Родионов З. С., Прошлое, настоящее и будущее биоценоза амбарных вредителей, Зоол. журн., т. XX, вып. 1, 1941.—8. Соколов А. М., Предварительные результаты работы по изучению зерновых клещей и меры борьбы с ними, Тр. Ивановск. с.-х. ин-та, вып. 2, 1936.—9. Сорокин С. В., Хлебные клещи (Tyroglyphoidea) подзоны тайги

европейской части РСФСР (диссертация), 1947.— 10. Сорокин С. В., Экология хлебных клещей в колхозных зернохранилищах Вологодской области, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 4, 1949.— 11. Ушатинская Р., Влияние температуры и влажности на образование гипопусов Gl. destructor Schr., Зоол. журн., т. XXIV, вып. 3, 1945.— 12. Чернышев П. К., Клещи, вредящие запасам с.-х. продуктов в СССР (диссертация), 1937.— 13. Jary S. G., The hypopial stage of Aleurobius farinae Koch (Tyroglyphidae), The Annals and Magazine of Natural History including Zoology, Botany and Geology, vol. 17, No. 101, 1936.—14. Michael A. D., British Tyroglyphidae, vol. 1, 1901.— 15. Reuter E., Rhizoglyphus echinopus F. et R. Murray - ein neuer Schädling des Hafers, Medd. Soc. Faun. Fenn., Hft. XXVII, 1901.—16. Schulze H., Die Hypopi der Mehlmilbe Tyroglyphus farinae L., Ent. Ber. Ned. Entom. ver., Nr. 138, 1924.—17. Zacher F., Die Vorrats-Speicher und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung, 1927.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШВЕДСКОЙ МУХИ

С. Н. СЕЛИВАНОВА

Воронежская станция защиты растений

Влаголюбивость шведской мухи и способность ее более интенсивно размножаться при умеренной температуре послужили основанием для утверждения границы интенсивного размножения шведской мухи в пределах Советского Союза к северу от линии Балта — Саратов. Однако сильная вспышка массового размножения шведской мухи в 1948 г. охватила области, расположенные южнее вышеуказанной линии, и была отмечена в областях центрально-черноземной зоны, в Ставропольском и Краснодарском краях, в значительной части левобережной Украины. Иными словами, в 1948 г. шведская муха дала вспышку массового размножения именно в тех местах, где недостаток влаги и высокая температура считались препятствием для ее размножения. Этот факт говорит о том, что нельзя считать шведскую муху только влаголюбивым насекомым, что до сих пор экологические ее особенности были слабо изучены и, в связи с этим, не было точной экологической характеристики мух, объединяемых под общим названием шведской мухи.

В старой энтомологической литературе под именем шведской мухи подразумевали два вида — Oscinella frit L. и Oscinella pusilla Meig. Позднее, в связи с наличием в природе переходных форм от O. frit к O. pusilla, оба эти вида были объединены в один. Однако это объединение не исключало наличия морфологических различий в популяции шведской мухи. Принято было считать, что шведская муха Oscinella frit L. имеет сплошь черные голени, а Oscinella pusilla Meig.— желтые голени. К последнему виду причислялись также все имеющиеся переходные формы с различной степенью затемнения голеней. В литературе нет единого мнения относительно биологических особенностей этих морфологически разнящихся мух. Одни считали их биологически неразличимыми, другие (Видгальм [1]) приписывали O. frit свойство питаться ячменем, а O. pusilla—овсом. Кулагин]2[называл O. pusilla овсяной мухой.

Наши исследования, начатые в 1939 г. и проводившиеся в засушливой части Воронежской области (Калачеевский район), были направлены на изучение экологических разностей в популяции шведской мухи. Были выявлены три экологически различимые единицы в популяции шведской мухи. Выделение их было обосновано кормовой специализацией мух, объединяемых под именем шведской мухи: 1) Oscinella frit L.— типичная шведская муха со сплошь черными голенями; из яровых культур повреждает овес; 2) Oscinella frit L. var. pusilla Meig.— передние и средние голени без признаков затемнения, задние — с темным пятном посредине; из яровых культур повреждает ячмень и яровую пшеницу, твердые сорта которой повреждаются наравне с ячменем; 3) так называемые «переходные формы», имеющие частично затемненные передние и средние голени и сплошь черные задние; повреждают колоски и всходы овса (Селиванова [6]).

Таким образом, наши данные по кормовой специализации мух противоположны тем, которые имеются по этому вопросу в литературе. O. pusilla не является овсяной мушкой, как это утверждалось ранее, а, наоборот, предпочитает ячмень и яровую пшеницу. В этом легко убедиться, если вывести мух из ложнококонов, собранных на различных культурах. Ячмень всегда будет содержать мух, относящихся к O. pusill, на овсе будут содержаться мухи с признаками «переходных форм» или типичной O. frit. В 1949 г., например, из общего количества ложнококонов, собранных нами на ячмене, вылетело 98% O. pusilla и, наоборот, 98,6% мух на овсе принадлежало к «переходным формам». Такой состав мух на указанных культурах сохраняется постоянно.

Несомненно, что неправильное представление об O. pusilla как об овсяной мушке обусловлено механическим объединением O. pusilla с «переходными формами». Последние же, как указывалось выше, развиваются за счет всходов и колосков овса. А так как их объединяли с O. pusilla, то поэтому O. pusilla и называли овсяной мушкой. Фактически же настоящая O. pusilla предпочтительно питается ячменем и яровой пшеницей, а овес всегда избегает. Неправильно также считают типичную O. frit ячменной мушкой — она может повреждать колоски ячменя, однако ее в гораздо большей степени привлекают молодые растения овса.

Кормовой специализацией не ограничиваются глубокие экологические особенности выявленных форм шведской мухи. По нашим наблюдениям, состав ее не постоянен в различные годы, он колеблется в зависимости от увлажнения. В годы обильного увлажнения (например, 1940, 1941) на полях одновременно с «переходными формами» можно встретить типичную O. frit. Пребывание ее на полях непродолжительно и всегда связано с избытком увлажнения. В годы, нормальные по выпадению осадков, поля наводняют «переходные формы», чаще во второй половине лета. Они встречаются в этот период всегда, за исключением засушливых годов (1948, 1949) и годов засухи (1946). В годы засухи или недостаточно влажные в природе можно встретить почти исключительно одну O. pusilla.

Вследствие редкой встречаемости в Воронежской области типичной овсяной шведской мушки O. frit L. наши наблюдения и исследования в основном относились к ячменной мушке O. pusilla и к так называемым «переходным формам», которые у нас представляют овсяную шведскую муху.

В процессе дифференцированного изучения ячменной и овсяной мух установлены их глубокие экологические различия. Так, зимовка ячменной мухи в условиях Воронежской области проходит без значительных потерь, и ее накопленный с осени запас хорошо сохраняется в период зимы. Овсяная же муха («переходные формы») в течение зимы часто гибнет в большом количестве. Это, например, наблюдалось в период зимы 1940/41 г., когда количество овсяной мухи, достигавшее на ранних посевах ржи 500 личинок на 1 м², к весне снизился до 20—30 личинок, т. е. в 20—25 раз. Весной 1949 г. после перезимовки сохранилось только 15% жизнеспособных личинок овсяной мухи. Указанная неустойчивость овсяной мухи в период зимовки является одной из причин слабого развития ее первого поколения в Воронежской области и, как следствие этого,— слабого повреждения овса весной. Однако при нормальном выпадении осадков летом численность овсяной мухи быстро повышается, в результате чего второе ее поколение иногда бывает обильным. Так, например, в 1949 г. в первом поколении плотность личинок на 1 м² овса колебалась от 0 до 14 штук, а во втором поколении на овсе (специально высеянном ко времени развития второго поколения) плотность личинок достигала 217 штук на 1 м².

Как показали полевые наблюдения и лабораторные исследования,

пониженная влажность воздуха различно влияет на развитие ячменной и овсяной мух. У овсяной мухи весной в условиях пониженного увлажнения яйца гибнут от высыхания. Второе поколение мухи при отсутствии осадков в период его развития уменьшается в числе вследствие бесплодия самок.

Ячменная же муха в условиях пониженной влажности воздуха развивается нормально. Об этом свидетельствуют сильные повреждения ячменя и яровой пшеницы в Воронежской области в такие годы, как 1936, 1938, 1946, 1948, 1949, когда в период развития первого поколения мухи выпадало недостаточное количество осадков. В лабораторных условиях, при влажности воздуха, равной 55%, ячменная муха заражала растения, отродившиеся личинки нормально развивались, нормально происходили коконирование и вылет мух. Засухоустойчивостью ячменной мухи объясняется одинаковая зараженность ею ячменя, выросшего на различных по влажности участках. В 1949 (засушливом) году нами была произведена сравнительная оценка поврежденности двух участков ячменя на полях Института земледелия им. Докучаева в Каменной степи. Один участок находился в открытой степи, другой был окружен старовозрастными (57 лет) лесными полосами. Анализ растений с этих двух участков, различных по влажности, показал одинаково высокую зараженность их шведской мухой. В открытой степи было повреждено 64% растений и 15,7% главных стеблей; в межполосном пространстве было повреждено 66% растений и 16,1% главных стеблей.

Приведенные данные указывают на то, что опасения возможного повышения вредной деятельности шведской мухи в засушливых районах в связи с полезащитными лесонасаждениями являются мало обоснованными. Во всяком случае нет никаких оснований предполагать, что лесные полосы будут способствовать увеличению повреждений шведской мухой таких культур, как яровая пшеница и ячмень, на которых развивается засухоустойчивая ячменная муха. Более вероятно в условиях лесных полос увеличение численности овсяной мухи как более влаголюбивой. На этот счет имеются указания у Мельниченко [4], по данным которого участок овса среди лесных полос (в условиях Куйбышевской области) был необычно сильно поврежден шведской мухой — до 70% — в очень влажном 1938 г. Однако, по нашим наблюдениям, и в сильно влажные годы (1941, 1947) овес среди старых лесных полос Института земледелия им. Докучаева не страдал от повреждений шведской мухи. Надо полагать, что приведенные Мельниченко данные о высокой повреждаемости овса в 1938 г. относятся к небольшому по площади участку. Для заражения же больших производственных посевов овса численность овсяной мушки в первом поколении всегда бывает недостаточной вследствие резкого сокращения ее запаса в период зимовки Поэтому и при благоприятных условиях (при избытке влажности) увеличение численности овсяной мухи («переходных форм») может произойти только во втором поколении, т. е. в тот период, когда она уже не может нанести серьезных повреждений культуре овса.

«Переходные формы» по предъявляемым ими требованиям к влажности занимают среднее положение между засухоустойчивой ячменной мухой O. pusilla и исключительно влаголюбивой O. frit. Последняя интенсивно размножается в первом поколении и приводит к сильным повреждениям овса в странах Западной Европы — в Англии, Голландии, Германии и др., отличающихся высоким увлажнением. Как указывалось ранее, «переходные формы» при выпадении осадков в период развития второго поколения интенсивно размножаются и могут повреждать колоски овса. Потребность «переходных форм» в увлажнении в этот период, очевидно, послужила причиной того, что выделенная Крейтер (Щеголев [7]) зона повреждений шведской мухой колосков яровых культур располагается севернее линии Херсон — Уфа и не включает, таким образом,

засушливых районов, неблагоприятных для интенсивного размножения «переходных форм». Но все же следует отметить, что «переходные формы» в европейской части СССР имеют широкое распространение. Еще в 1887 г. Видгальм отмечал вредную деятельность этих мух и на юге России, называя их «южнорусским видом». Конечно «южнорусский» — название, недостаточно обоснованное для этой группы мух. «Переходные формы» сильно вредят колоскам овса, например в районе Москвы. Указание Видгельма свидетельствует лишь о широком распространении их у нас.

Принимая во внимание слабое развитие в большинстве районов СССР типичной овсяной мухи O. frit L., следовало бы «переходные формы» отличать от основного вида названием «восточная овсяная шведская муха». Близкое генетическое родство «переходных форм» с типичной O. frit, а не с O. pusilla, помимо влаголюбивости, а также развития их на одной и той же культуре — овсе, подтверждается и другими признаками. В потомстве O. frit часто можно встретить мух с частичным затемнением голеней, т. е. принадлежащих к «переходным формам». Что же касается O. pusilla, то морфологические ее признаки являются устойчивыми. Потомство O. pusilla всегда бывает однородно, т. е. получившиеся от O. pusilla мухи всегда сохраняют сплошь желтый цвет передних и средних голеней. Этот признак у O. pusilla сохраняется и при развитии ее в различных условиях влажности и при питании личинок несвойственной им культурой — овсом.

Засухоустойчивость, способность нормально переносить зимовку в условиях континентального климата, резко выраженная кормовая специализация и определенные морфологические признаки позволяют считать ячменную шведскую муху самостоятельным видом, присвоив ей старое название Oscinella pusilla Meig. В этом нас убеждает также объяснение сущности вида, сделанное акад. Т. Д. Лысенко [3], который указывал, что «виды не абстракция, а реально существующие узлы—звенья в общей биологической цепи». O. pusilla Meig. является таким звеном, и утверждение этого вида в биологической цепи крайне необходимо для устранения путаницы, которую создает чисто механическое, совершенно необоснованное объединение O. pusilla с так называемыми «переходными формами». Возможно, что группа мух, относящихся к «переходным формам» (или, как мы назвали их выше,— восточная овсяная муха), содержит в себе несколько самостоятельных видов, которые еще необходимо расшифровать. Во всяком случае эта группа мух экологически отличается и от O. frit. Помимо способности «переходных форм» развиваться в условиях умеренного увлажнения, что невозможно для O. frit, они отрицательно относятся к злаковым травам. Как известно, для O. frit злаковые травы являются стацией, обязательно входящей в цикл ее развития. O. pusilla хотя и неохотно, но все же может развиваться на злаковых травах, восточная же овсяная муха даже в периоды повышенной ее численности на злаковых травах нами никогда не отмечалась.

В заключение следует рассмотреть предположение о том, что злаковые травы в травопольных севооборотах могут повысить роль шведской мухи как вредителя хлебных злаков. Наши наблюдения не подтверждают этого опасения. В 1949 г. было произведено определение соотношения численности шведской мухи в период развития первого ее поколения на зерновых культурах и злаковых травах. Для этого специальным обследованием были охвачены все злаковые посевы колхоза им. Чапаева Калачеевского района Воронежской области. Последний в 1949 г. имел под посевами различных злаковых культур 923 га, из которых 197,5 составляли злаковые травы: пырей бескорневищный, костер, житняк. Обследованию были подвергнуты все участки культур, независимо от их размеров; на каждом участке были отобраны пробы растений, которые в дальнейшем подвергались анализу. В результате была установлена за-

раженность каждого участка злаковых культур шведской мухой и определена плотность личинок и ложнококонов на 1 м² (см. таблицу).

Удельный вес шведской мухи на зерновых культурах и злаковых травах

Культуры	Площадь в га	Соотношение площадей культур в %	Удельный вес запаса шведской мухи в %
Овес	98	10,6	3,7
Ячмень	145	15,7	43,4
Пырей, житняк, костер	197,5	21,3	0,3
Яровая пшеница	485	52,4	52,6
Итого	925,5	100,0	100,0

Как видно из таблицы, удельный вес шведской мухи, развившейся на злаковых травах, незначителен и не может быть поставлен на одном уровне с количеством мух, развивающихся на хлебных злаках. Это является следствием того, что ячменная муха O. pusilla Meig., угрожающая злаковым культурам в засушливых районах, неохотно идет на злаковые травы. Поэтому последние не могут являться серьезным источником накопления ее численности.

В травопольных севооборотах имеются другие трудно ликвидируемые очаги шведской мухи. Как известно, кормовые травы высеваются под покров хлебных злаков. После уборки хлебов образовавшиеся всходы падалицы (ржи, яровой и озимой пшеницы) на таких участках могут быть заражены шведской мухой. Однако здесь, вследствие наличия вышедших из-под покрова трав, зараженную падалицу уничтожить запахиванием, как это делается обычно, нельзя. Следовательно, в данном случае создаются неликвидные очаги шведской мухи. Изыскание способов ликвидации ее в таких очагах должно составить неотложную задачу ближайшего времени.

Литература

1. Видгальм И. М., О шведской мухе, Одесса, 1887.—2. Кулагин Н. М., Вредные насекомые и меры борьбы с ними, М., 1930.—3. Лысенко Т. Д., О положении в биологической науке, М., 1948.—4. Мельниченко А. Н., Полезащитные полосы и размножение животных полезных и вредных для сельского хозяйства, М., 1949.—5. Обзор развития вредителей и болезней с.-х. растений в 1948 г. и прогноз их появления в 1949 г., М., 1948.—6. Селиванова С. Н., О расовом составе шведской мухи и его роли в поражении яровых культур, Тр. Воронежской станции защиты растений, вып. XIII, 1948.—7. Щеголев В. Н., и др., Сельскохозяйственная энтомология, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

НАСЕКОМЫЕ — ВРЕДИТЕЛИ ПРУДОВОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА

А. Г. САФОНОВ

Украинская научно-исследовательская станция рыбоводства

Согласно постановлению Совета Министров СССР и ЦК ВКП(б) «О плане полезащитных лесонасаждений, внедрении травопольных севооборотов, строительстве прудов и водоемов для обеспечения высоких и устойчивых урожаев в степных и лесостепных районах европейской части СССР», значительно увеличивается количество колхозных прудов. Это ставит перед работниками рыбоводства задачу выращивать такое количество малька культурных пород рыб (карпа), которого было бы достаточно для зарыбления построенных прудов.

Существующая литература по рыбоводству указывает на тот большой вред, который приносят прудовому рыбоводству водные насекомые (жуки, клопы). Но нет данных о степени вредности каждого вида в отдельности.

Задачей данной работы является попытка показать степень вредности отдельных видов насекомых, ряда жуков и клопов, наиболее распространенных в прудовом хозяйстве колхоза им. Куйбышева Васильковского района Киевской области. Степень вредности нами определялась для: 1) жука-плавунца окаймленного, 2) его личинки, 3) плавунца широкого, 4) его личинки, 5) водолюба черного, 6) его личинки, 7) гладыша обыкновенного, 8) водяного скорпиона, 9) ранатры, 10) корикса, 11) плавта. Для этой цели было выкопано возле нерестяников прудового хозяйства колхоза четыре прудика размером 1 м², глубиной 50 см. Дно и растительность опытных прудиков соответствовали условиям нерестяника. Глубина прудика была такая же, как и нерестяника — 50 см, среднесуточная температура воды 19,6°.

В прудик, с целью защиты от попадания туда вредителей, вода пропускалась через сетку. Поскольку степень вредности того или другого насекомого зависит от плотности икры и малька в водоеме, а также возраста мальков, был произведен подсчет существующей густоты посадки в каждом нерестянике. Оказалось, что один малек приходится в нерестянике № 4 на 7,5 л воды, в нерестянике № 3 — на 11,5 л, в нерестянике № 2 — на 18 л и в нерестянике № 1 — на 2,4 л воды.

Во всех опытах в прудики было посажено одинаковое количество мальков и икринок. Так, в пруд № 4 было посажено по 66 4-дневных, 8-дневных, 12-дневных, 16-дневных мальков и 50 икринок. В пруд № 3 — по 44 4-дневных, 8-дневных, 12-дневных, 16-дневных мальков и 50 икринок. В пруд № 2 — по 28 4-дневных, 8-дневных, 12-дневных и 16-дневных мальков и 50 икринок. В пруд № 1 — по 208 4-дневных, 8-дневных, 12-дневных и 16-дневных мальков и 50 икринок. Подопытных насекомых было по три в каждом опыте; при этом каждый вид вредителя был взят из того же нерестяника, из которого брались и мальки. Продолжительность опыта — 1 сутки. Так как насекомые-вредители хорошо летают, опытные прудики покрывались сеткой. Через сутки мальки облавлива-

Таблица 1

Степень вредности насекомых— вредителей рыб

№ подопытного прудика	Количество уничтоженных вредителями мальков и икринок				
	4-дневных мальков	8-дневных мальков	12-дневных мальков	16-дневных мальков	икринок
Плавунец окаймленный					
4	19	16	13	8	
3	8	7	9	6	
2	8	9	4	—	
1	23	21	20	17	
Всего	58	53	46	31	
В среднем	4,8	4,4	3,9	2,6	
Личинка плавунца окаймленного					
4	18	34	16	17	
3	19	31	16	11	
2	15	26	14	—	
1	27	48	28	23	
Всего	79	139	74	51	
В среднем	6 6	11,6	6,2	4,2	
Плавунец широкий					
4	12	11	11	6	
3	6	7	6	3	
2	9	7	4	2	
1	26	27	17	13	
Всего	53	52	38	24	
В среднем	4,4	4,4	3,1	2,0	
Личинка плавунца широкого					
4	18	24	15	7	
3	9	7	6	—	
2	2	3	—	—	
1	18	16	23	12	
Всего	47	59	44	19	
В среднем	4,0	4,1	3,8	1,6	
Гладыш обыкновенный					
4	17	12	9	8	18
3	16	8	8	6	15
2	12	5	5	3	13
1	21	16	14	13	9
Всего	66	41	36	30	47
В среднем	5,5	3,4	3	2,6	4
Водяной скорпион					
4	8	11	4	—	13
3	10	6	7	—	27
2	3	14	2	—	16
1	17	19	12	—	18
Всего	38	50	25	—	74
В среднем	3,1	4,1	2,1	—	6,1

Таблица 1 (продолжение)

№ подопытного прудика	Количество уничтоженных вредителями мальков и икринок				
	4-дневных мальков	8-дневных мальков	12-дневных мальков	16-дневных мальков	икринок
			Ранатра		
4	—	4		3	3
3	4	6		—	6
2	—	2		2	3
1	16	10		6	15
Всего	20	22		11	27
В среднем	1,6	1,8		1	2,2
			Плавт обыкновенный		
4	19	—	—	—	48
3	5	—	—	—	41
2	4	—	—	—	50
1	15	19	6	—	39
Всего	43	19	6	—	178
В среднем	3,6	1,6	0,5	—	15

лись и подсчитывались. Аналогичные опыты проводились и в аквариумах. Степень вредности каждого вида насекомых видна из табл. 1.

В прудах колхоза им. Куйбышева встречаются жуки: плавунец, полоскун и водолюб черный. Самыми распространенными и наиболее вредными являются жуки-плавунцы, в частности плавунец окаймленный (Dytiscus marginalis). В среднем за один сутки он уничтожает 3,7 малька. Чем больше густота посадки и чем меньше малек, тем интенсивнее он уничтожается плавунцом. Плавунец окаймленный хорошо ловит 4—8-дневных мальков и уничтожает их, 16-дневный малек становится более подвижным и поэтому значительно реже делается добычей жука. Приведенные данные показывают, что плавунец окаймленный в нерестяниках и выростных прудах безусловно является серьезным вредителем. Уничтожение икры этим жуком опытами не установлено.

Еще более вредной является личинка этого жука. Если плавунец окаймленный в среднем за сутки уничтожает 3,7 малька, то его личинка — в два раза больше, т. е. семь мальков. Наиболее интенсивное уничтожение мальков отмечено в 8-дневном их возрасте; вред, приносимый жуком, увеличивается с увеличением густоты посадки и уменьшается с увеличением возраста мальков. Мальки в 4-дневном возрасте уничтожаются личинкой жука меньше потому, что, как показали наши наблюдения, в этом возрасте они очень мелки и при смыкании личинкой челюстей мальки ими редко повреждаются.

Жуки и их личинки охотятся на мальков по-разному. Первые пользуются преимущественно активными приемами (погоня, отыскивание и ловля), вторые — преимущественно пассивными методами (подстерегание). Притаившись, они внезапно нападают на свою добычу. Личинки нападают даже на личинок своего вида, поедают головастиков и других животных. Личинка съедает свою добычу только под водой. Количество пищи, необходимой для личинки, зависит от ее возраста и температуры воды. Чем старше личинка и чем теплее вода (но не выше 30°), тем больше она поедает. В условиях, когда личинка может питаться лишь одними мальками (наши наблюдения в аквариумах), одна личинка за сутки съедает до 56 штук малька. Уничтожение икры в наших опытах не установлено.

Вторым представителем рода плавунцов, не уступающим по своей вредности первому, является плавунец широкий. В прудах он встречается в меньшем количестве, чем плавунец окаймленный. В среднем за сутки жук уничтожает 4,5 малька. Чем меньше по величине малек и плотнее посадка, тем больше его уничтожает плавунец. Плавунец широкий также не уничтожает икру.

Личинка плавунца широкого менее вредна, чем личинка плавунца окаймленного. В среднем одной личинкой за сутки уничтожается 3,4 малька; наиболее интенсивное уничтожение мальков происходит на протяжении первых 8—12 дней жизни малька, а дальше оно совсем прекращается. Это может объясняться тем, что личинка (по нашим наблюдениям) в большинстве случаев живет на дне и питается преимущественно малоподвижными животными. Икры также не уничтожает.

Из семейства водолюбов в опытах колхозных прудах обитает водолюб смоляночерный (Hydrous piceus). Наблюдения в аквариумных условиях показали (Петровичи [4]), что водолюбы по своей вредности не уступают плавунцам. В условиях опытных прудиков водолюбы не поедают мальков. Однако водолюб за сутки уничтожает в среднем пять икринок. Исследования желудков этих жуков также показали, что они в большинстве питаются растительными частицами. Несмотря на то, что водолюбы не являются вредителями малька, практики рыбоводства не любят присутствия их в прудах. Установлено, что они являются конкурентами малька в питании. Личинка водолюба, так же как и жук, в наших опытах по отношению к малькам не проявила себя как активный вредитель. Нашими наблюдениями, как и наблюдениями других авторов установлено, что излюбленной пищей личинки являются мелкие моллюски (катушка), которыми питается и молодь рыб.

Количество видов клопов в нерестовых прудах, исследуемых нами, было сравнительно небольшим, но представители отдельных видов размножаются в таких количествах, что могут представлять реальную угрозу прудовому хозяйству.

Гладыш обыкновенный (Notonecta glauca) является наибольшим вредителем рыбного хозяйства; он встречается чаще других клопов и размножается в больших количествах. Поедает всех водных животных, которых может одолеть, и в значительных количествах уничтожает мальков и икру. Гладыш обыкновенный уничтожает мальков не только в первые дни их жизни, но, хоть и в меньшей степени, и после 16-дневного возраста. В среднем один гладыш обыкновенный уничтожает за сутки 3,6 малька, в зависимости от густоты посадки и возраста мальков. Чем больше густота посадки и чем меньше малек, тем больше он уничтожается гладышем. Лишь по достижении мальками 1—1,5-месячного возраста (в зависимости от индивидуальных размеров) прекращается уничтожение их гладышем.

В исследуемых прудах очень часто встречался водяной скорпион (Nepu cinerea). Этот клоп также является вредителем икры и мальков. По сравнению с гладышем обыкновенным водяной скорпион значительно менее вреден. Он поедает мальков преимущественно до 2-недельного возраста (по 2,6 малька и 6,1 икринки за сутки). Наиболее интенсивно клоп поедает мальков 7 -8-дневного возраста, причем с увеличением густоты посадки интенсивность уничтожения возрастает.

В опытных прудах колхоза им. Куйбышева встречается также и другой представитель семейства — водяной скорпион (ранатра) (Ranatra linearis). Каждая ранатра уничтожает в среднем по одному мальку и 2,2 икринки в сутки.

Из-за трудности проведения опытов с ранатрой мы не имели возможности собрать более полные данные. Но полученные результаты говорят о том, что ранатра является вредителем и уничтожает мальков даже после 20-дневного возраста.

Проведенные опыты по определению вредности клопов из семейства корикс показали, что они мальков не поедают. Однако корикса в среднем за сутки уничтожает 15 икринок.

В опытных прудах встречался также плавт обыкновенный (Naucoris cimicoides). Наблюдения показали, что плавт уничтожает мальков преимущественно в 4—8-дневном возрасте.

В итоге мы подсчитали ущерб, нанесенный рыбоводству колхоза насекомыми-вредителями. Наличие насекомых-вредителей в нерестяниках определялось методом просчета; жуки и их личинки подсчитывались во время облова нерестяника; клопы — при взмахе сачка, перед обловом. Полученные результаты сведены в табл. 2.

Таблица 2

Количество уничтоженных мальков и икры в нерестяниках

Виды вредителей	Количество вредителей в нерестяниках				Всего вредителей	Среднее количество уничтоженных за сутки		Всего уничтожено	
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4		мальков	икринок	мальков	икринок
Жук плавунец окаймленный	19	16	28	11	74	3,7	—	283	—
Его личинка	13	18	36	33	100	7	—	700	—
Жук плавунец широкий	16	21	7	9	53	3,4	—	180	—
Его личинка	28	41	34	16	119	3,4	—	404	—
Жук водолюб черный	6	1	4	5	16	—	7	—	92
Его личинка	—	2	—	—	2	—	—	—	—
Гладыш обыкновенный	264	183	170	198	815	3,6	4	2934	3260
Водяной скорпион	51	21	11	23	106	2,6	6,1	275	646
Ранатра	29	6	18	16	69	1	2,2	69	151
Плавт	26	14	32	31	103	1,0	15	103	1545
Корикса	436	213	524	156	1329	—	15	—	19935
Всего	888	536	864	498	2786	—	—	4948	25629

Как показывает табл. 2, насекомые-вредители уничтожили 4948 мальков и 25 629 икринки. Ясно, что полученные результаты не могут быть абсолютно точными, поскольку сам метод учета насекомых в нерестяниках весьма приблизительный. Поэтому общий нанесенный ущерб показан с уменьшением, ибо в прудах в несколько раз больше насекомых-вредителей, чем показано в таблице.

Литература

1. Кириченко А. Н., Настоящие полужесткокрылые (клопы) (Hemiptera), Жизнь пресных вод, т. I, 1940.—2. Маркевич А. П., Враги рыб, 1934.—3. Павловский Е. Н. и Лепнева С. Г., Очерки из жизни пресноводных животных, 1949.—4. Петровичи П. В., Насекомые — вредители прудовых хозяйств «Слепянка» и «Волма» и меры борьбы с ними, Зоол. журн., т. XVIII, вып. 5, 1939.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ПОЛОСТНЫЙ ОВОД ЛОШАДИ RHINOESTRUS PURPUREUS BR. НА УКРАИНЕ

Ю. С. КОЛОМИЕЦ

Украинский институт экспериментальной ветеринарии

Полостный овод лошади Rhinoestrus purpureus Br. был описан еще в 1858 г., но только в 1886 г. было доказано, что его личинки паразитируют у лошади в полостях носа, зева и др.

Русские авторы уделяли этому вопросу много внимания. Так, Поляков [11], Мурзаев [9] и Троцов (1902) указывали на случаи заболевания лошадей сходные с сапом, вызванные паразитированием личинок полостного овода в носовых полостях. И. А. Порчинский [12], установив широкое распространение этого овода в России, назвал его русским и указывал на то, что «он является одним из весьма важных паразитов лошадей». Этот автор описывает и случаи поражения личинками русского овода глаз человека. Е. Н. Павловский [10] также указывает на случаи поражения этим оводом глаз у людей. Грюнер [5] указывает на обнаружение в Омске личинки овода под твердой мозговой оболочкой мозжечка лошади.

В иностранной литературе сообщалось о гибели лошадей вследствие паразитирования личинок оводов в глотке (Витри, 1826; де Геер, 1776), а также об обнаружении их в мозгу лошади (Брюкмюдер, 1878; Сидамгроцкий, 1885, Диккерхоф [6]), но во всех этих случаях не было точного определения личинок оводов. Кроме того, эти авторы описывали единичные случаи заболевания лошадей.

Только советские авторы обратили внимание на значительный ущерб, который причиняет ринэстроз конепоголовью. Так, Славин [15] описывает значительный отход, вызванный инвазией полостного овода, при которой из 235 лошадей за 3 месяца пало 70. Селютин [14] указывает на случаи заболеваний, протекающих с клиникой инфекционного энцефаломиелита и оглума лошадей. Карпенко [7] сообщает о значительном распространении этой болезни в Одесской области, в одном районе которой заболело 157 лошадей. Александров [1], Акчурин (1945), Потемкин [13], Ган [3], Коломиец [8] и Бильдушкинов [2] указывают на серьезность этого заболевания и на необходимость борьбы с ним.

Так как все вышеизложенное свидетельствует об актуальности проблемы ринэстроза лошадей, мы занялись изучением этого вопроса.

На основании собранных данных мы установили, что заболевания ринэстрозом встречаются во всех областях УССР. В ряде областей, где заболевание не было отмечено, оно, видимо, проходило под другими диагнозами, так как имелось в соседних областях. Наиболее часто ринэстроз встречается в южных районах. Определение личинок полостного овода, собранных нами, а также присланных из различных областей, подтвердило, что они принадлежат Rhinoestrus purpureus Br.

Затем мы уточнили локализацию личинок полостного овода в организме лошади. В литературе по этому вопросу имеются большие разногласия. Так, Щербинин [16] сообщает, что он обнаруживал личинок в носовых ходах и лабиринте решетчатой кости. Ган [4], помимо этого, указывает на нахождение их в носовых раковинах и пазухах клиновидной кости. Некоторые авторы описывают обнаружение личинок в лобных пазухах, а другие даже в различных долях мозга. Обычно при вскрытии головы лошади, производимом при помощи топора и долота, происходят такие нарушения тканей и полостей, что личинки могут попасть в места, где обычно они не встречаются. Поэтому мы решили пользоваться методикой, исключающей подобные явления. Для этого мы применяли продольный распил головы лошади.

При вскрытии 77 лошадей личинки полостного овода были обнаружены у 49 лошадей. Количество личинок у одной лошади составляло от 1 до 416 экз. Общее количество личинок, обнаруженное при вскрытии, равнялось 3259. Распределялись личинки следующим образом: в лабиринте решетчатой кости было обнаружено 2762 личинки, что составляло 84,77% общего количества; в глотке было 393, или 12,06%, в носовых ходах число их равнялось 80, или 2,44%. В остальных местах — на носовой перегородке, внутренней поверхности носовых раковин, гортани и пазухе клиновидной кости — число их было весьма незначительно, что видно из табл. 1.

Таблица 1

Локализация личинок полостного овода в организме лошади

Место локализации личинок	I стадия		II стадия		III стадия		Общее количество	
	число личинок	%	число личинок	%	число личинок	%	число личинок	%
Верхний носовой ход	—	—	4	0,91	4	0,61	8	0,24
Средний носовой ход	6	0,28	27	6,15	15	2,30	48	1,47
Нижний носовой ход	—	—	6	1,38	18	2,76	24	0,73
Носовая перегородка	1	0,05	2	0,45	—	—	3	0,09
Внутренность верхней носовой раковины	—	—	1	0,23	1	0,17	2	0,06
Лабиринт решетчатой кости	2163	99,67	339	77,22	260	40,00	2762	84,77
Глотка	—	—	59	13,43	334	51,38	393	12,06
Гортань	—	—	1	0,23	17	2,61	18	0,55
Пазухи клиновидной кости	—	—	—	—	1	0,17	1	0,03
Всего	2170	100%	439	100%	650	100%	3259	100%

Изучая возраст найденных личинок, мы нашли, что к первой стадии относится 2170. Величина личинок этого возраста колебалась в длину от 1,77 до 3,54 мм и в ширину от 0,68 до 1,14 мм. Количество личинок второй стадии в наших сборах равнялось 439 личинкам. Длина их варьировала от 5,60 до 8,50 мм, а ширина от 2,97 до 3,00 мм. Личинок третьего возраста было 650. Длина их варьировала от 8,95 до 22 мм, а ширина от 2,04 до 7,00 мм.

Изучение мест локализации личинок показало, что они различны в зависимости от стадии развития личинок, что наглядно показывает табл. 1. Личинки первой стадии обнаруживались нами преимущественно в области лабиринта решетчатой кости, и только незначительное количество их находилось на слизистой оболочке наружной поверхности носовых раковин в области среднего носового прохода. Внутри носовых раковин, как это указывает Ган для Средней Азии, личинки первой стадии не обнаруживались. Личинки второй стадии также в большинстве случаев прикреплялись на слизистой оболочке лабиринта решетчатой кости, но количество их в носовых ходах было несколько больше. Кроме того, они встречаются и в области глотки. Что же касается личинок третьей стадии, то, в отличие от личинок молодых возрастов, половина их находилась в области глотки, хотя немногим меньше их было и на слизистой лабиринта решетчатой кости.

Следует отметить, что процент личинок в носовых ходах и лабиринте решетчатой кости должен быть еще большим, так как часть лошадей, подвергавшихся вскрытию, предварительно лечилась и личинки, вылезившиеся у них, должны были находиться в наиболее доступных местах для воздействия лекарственных веществ, т. е. в носовых ходах и лабирин-

те решетчатой кости. Соответственно с этим, и процент нахождения личинок в области глотки и гортани должен быть более низким. Личинки, находившиеся в глотке, в большинстве размещались на слизистой оболочке, покрывающей клиновидные кости и образующей свод глотки. Значительно реже встречались они в углублении между небными дужками и корнем языка. В гортани личинки помещались в боковых кармашках.

Таким образом, наши наблюдения показали, что в области лобных и челюстных пазух личинки не обнаруживаются, а в области клиновидной пазухи встречаются сравнительно редко, что не подтверждает наблюдений Ган о значительном количестве личинок третьей стадии в пазухе клиновидной кости. Если мы теперь обратим внимание на частоту поражения различных мест у лошадей, независимо от количества личинок, то найдем следующее. Из 49 лошадей, пораженных личинками полостного овода, 87,89% имели их в лабиринте решетчатой кости, 51,02% — в области глотки, 32,65% — в носовых ходах, 12,04% — в гортани, 4,08% — в носовых раковинах, 4,08% — на носовой перегородке и, наконец, 2,04% — в пазухе клиновидной кости.

С октября по февраль нами обнаруживались исключительно личинки полостного овода первой стадии. Только начиная с марта начали появляться личинки второй и третьей стадий.

Количество личинок первой стадии достигает максимума в осенне-зимний период, а затем с конца марта число их начинает уменьшаться по мере того, как появляются личинки второй и третьей стадий. В июне исчезают последние личинки первой стадии прошлого года. Личинки второй стадии встречаются до июля, но уже в незначительном числе. Вторая стадия весьма коротка, о чем свидетельствует отсутствие ее 17 марта при вскрытии четырех лошадей и обнаружение третьей стадии 28 марта. Видимо, длительность второй стадии может ограничиваться периодом до 10 дней, тогда как первая тянется до 8—9 месяцев. Длительность третьей стадии, судя по наличию вполне созревших личинок в начале апреля, может ограничиться сроком до 2 недель. Личинки третьей стадии, хотя и уменьшаются в числе, но не так резко, и даже имеется некоторое увеличение их числа в июле по сравнению с июнем. В августе личинки третьей стадии обнаруживаются уже редко. Начиная с сентября мы не находили личинок ни второй, ни третьей стадий, а находили только личинок первой стадии.

Отсюда следует, что развитие личинок происходит таким образом, что они попадают в организм лошади осенью, зимуют в первой стадии и весной начинают превращаться во вторую и третью стадии, причем вследствие имеющейся в их развитии диапаузы процесс этот растягивается на все лето.

Для наблюдения за выходом созревших личинок было взято шесть лошадей, которым были надеты торбы в течение суток, за исключением периода кормления. В результате было установлено, что в дневные и вечерние часы личинки почти не выделялись. Выделение личинок наблюдалось с 12 часов ночи и продолжалось до 8 часов утра. Наибольшее количество личинок выделялось с 2 часов ночи до 6 часов утра.

Созревшие личинки, попав на землю, быстро зарываются в сухой навоз или прячутся под сухие листья и всякий мусор. Но зарыться в рыхлую землю или песок личинки не смогли даже в течение 2 часов.

В июне — июле 1949 г. мы поставили опыты по получению окрыленных форм полостного овода. Для этого было взято 89 личинок третьей стадии, которые были помещены в бактериологические пробирки по две-три в каждую. Пробирки были закрыты ватными пробками, а внутрь были положены кусочки бумаги, в которую личинки могли зарыться. Пробирки находились в лаборатории и предохранялись от воздействия прямых солнечных лучей. Температура в помещении колебалась от 22 до 30°. Для культивирования были взяты личинки, полученные при вскры-

тии лошадей, выделившиеся после применения различных лечебных средств и, наконец, выделившиеся естественным путем (табл. 2).

Таблица 2

Метод получения личинок	Число взятых личинок	Число куколок	Число вылупившихся оводов	% выхода крылатых форм
Естественно вышедшие	12	12	5	41
Выделились в результате лечения	53	50	7	14
Получены при вскрытии лошади	24	17	5	29
Всего	89	79	17	21

Полученные результаты свидетельствуют о том, что собранные при вскрытии личинки в значительной части не созрели, хотя внешне были сформированы. Что касается продолжительности стадии куколки, то в наших опытах она колебалась от 15 до 21 дня. Наиболее часто продолжительность этой стадии равнялась 19—20 дням.

Борьба с полостным оводом лошади могла бы проводиться в следующих направлениях: а) уничтожение окрыленных стадий овода, б) защита лошадей от инвазирования их личинками полостного овода, в) уничтожение куколок полостного овода в природе, г) уничтожение личинок полостного овода в организме лошади.

Порчинский в свое время рекомендовал для борьбы с полостным оводом лошадей применять метод уничтожения летных форм их на приманочных заборах, построенных в местах пастьбы лошадей. Но этот метод борьбы весьма трудоемкий и ненадежный, и вряд ли можно рассчитывать на успешную борьбу с полостным оводом таким путем. Уничтожение выпавших личинок и образовавшихся из них куколок также не может быть надежным методом борьбы, так как личинки в наибольшем числе выпадают рано утром, когда лошади находятся на пастбище или на пути к месту работы. Для защиты лошадей от инвазирования личинками оводов мы еще не располагаем надежными средствами. Уничтожение личинок полостного овода во время паразитирования в носовых полостях является наиболее приемлемой мерой борьбы, так как личинки находятся только в организме лошади, а не рассеяны в природе, как другие стадии развития овода. Однако до последнего времени данный метод борьбы с полостным оводом не мог быть осуществлен ввиду отсутствия лечебных средств и способа введения их в места локализации личинок у лошадей.

Так как наши наблюдения не подтвердили сообщений некоторых авторов о нахождении личинок полостного овода в лобных и челюстных пазухах, а наличие их в пазухах клиновидной кости было незначительным, мы обратили внимание на разработку метода введения лекарственных веществ через носовую полость с целью обработки области решетчатой кости и носовых ходов. Для этой цели мы сконструировали зонд, через который лекарственная смесь при помощи шприца вводилась лошадям в носовую полость.

В 1949 г. мы поставили опыты лечения 25 больных ринэстрозом лошадей, для чего были испытаны сероуглерод, лизол, гексахлоран, пентахлорин и скипидар. Действие препаратов учитывалось по количеству личинок, выделившихся из носовых полостей после введения лекарственных веществ, а также путем учета полноты выделения личинок, что устанавливалось при вскрытии леченых лошадей.

В результате нами было установлено, что наилучшее лечебное действие получалось при применении препарата С-20, приготовленного химиком Н. И. Бурда (действующим началом в препарате является гексахлоран). Препарат применялся в дозе по 200 мл 10%-ной водной эмульсии его в каждую носовую полость. При применении указанной смеси было достигнуто полное освобождение лошадей от личинок полостного овода. При этом личинки начинали выделяться через 10—15 минут после введения лекарственной смеси. Основная масса личинок выделялась обычно в течение 2—3 часов. Вредного влияния указанной смеси на организм лошади нами не отмечалось. В настоящее время указанный метод борьбы с ринэстрозом лошадей аппробирован в условиях хозяйств.

В ряде случаев у лошадей, имевших иногда до 40 экз. личинок полостного овода, отсутствовали клинические признаки заболевания. Это побудило нас применить аллергический метод диагностики ринэстроза. Аллерген представлял собою стерильный экстракт из личинок полостного овода, полученный при помощи фенолизированного до 0,5% физиологического раствора.

Наиболее обнадеживающие результаты были получены при применении аллергена для глазной пробы. Для диагностики в конъюнктивальный мешок глаза вводилось 2—3 капли аллергена. Из 22 лошадей, имевших личинок полостного овода, отрицательную реакцию дала только одна лошадь у которой имелась всего одна личинка. 12 лошадей, свободных от личинок, дали отрицательную реакцию. Реакция наступала обычно через 5 минут после введения в конъюнктивальный мешок глаза аллергена. Через 30 минут — 1 час реакция уже была резко выражена: нижнее веко сильно отекало, конъюнктива приобретала перламутрово-желтую окраску. В сильно выраженных случаях глаз оказывался закрытым отекшим веком. Через 3 часа реакция начинала спадать и заканчивалась через 5—6 часов после введения аллергена.

Подкожная и внутрикожная проба, хотя и были сильнее выражены у больных ринэстрозом лошадей, но давали реакцию и у здоровых. Общей реакции в виде повышения температуры у животных не наблюдалось. Зато у больных ринэстрозом наблюдалось характерное и весьма обильное истечение слизи из ноздрей, а иногда слезотечение и саливация.

Выводы

1. Паразитирование личинок Rhinoestrus purpureus может вызвать серьезное заболевание лошадей.

2. В организме лошади может быть до 416 личинок полостного овода. У большинства больных ринэстрозом лошадей личинки находятся в лабиринте решетчатой кости (87,89%), в области глотки (51,02%), в гортани (12,04%), в носовых ходах (32,65%), в пазухе клиновидной кости (2,04%).

3. Первая стадия личинок полостного овода в основном (99,67%) локализуется в лабиринте решетчатой кости. Вторая стадия также в значительном числе находится в лабиринте решетчатой кости (77,22%). Личинки третьей стадии, хотя встречаются в большем количестве в лабиринте решетчатой кости (40,0%), но в еще большем числе (51,38%) обнаруживаются в глотке. В лобных и челюстных пазухах личинки нами не обнаружены. В пазухе клиновидной кости найдена всего одна личинка.

4. Личинки полостного овода зимуют в организме лошади в первой стадии, локализуясь в лабиринте решетчатой кости.

5. При культивировании личинок полостного овода в июне при температуре 22—30° стадия куколки продолжалась от 15 до 21 дня, наиболее часто до 19—20 дней.

6. Выход созревших личинок, по нашим наблюдениям, происходит с 12 часов ночи до 8 часов утра, наибольшее количество их выделялось с 2 часов до 6 часов утра.

7. Опыты по лечению ринэстроза лошадей путем введения в носовые полости 10%-ной эмульсии препарата С-20 дали положительные результаты.

Литература

1. Александров Н. А., Ринэстроз лошадей, Ветеринария. № 6, 1945.—2. Бильдушкинов А. П., Из практики применения скипидара при ринэстрозе, параскаридозе и парафиляриозе лошадей, Ветеринария, № 4, 1949.—3. Ган Э. И., К биологии некоторых видов рода Rhinoestrus, Изв АН Узб. ССР, № 5, 1947.—4. Ган З. И., Полостные своды лошадей Узбекистана, Бюлл. АН Узб.ССР, № 7, 1947.—5. Грюнер С. А., Носовой овод у лошади и его значение при сапе лошадей, Тр. Сибирского вет. ин-та, вып. X, 1929.—6. Диккергоф, Травматический паралич продолговатого мозга и варолиевого моста у лошади вследствие присутствия личинок оводов, Ветеринарный вестник, 1888.—7. Карпенко С. Э. Заболевание лошадей ринэстрозом. Ветеринария, № 3, 1947.—8. Коломиец Ю. С., Ринэстроз коней Соцтваринництво, № 7, 1948.—9. Мурзаев Д., Присутствие личинок Gastrophilus в зеве лошади, симулирующее сап, Арх. вет. наук, кн. 9, 1900.—10. Павловский Е. Н., Личинки полостных оводов, как паразиты глаза человека, Животные паразиты и некоторые паразитарные болезни человека в Таджикистане, 1929.—11. Поляков Д., Присутствие личинок овода в носовой полости лошади, симулирующее сап, Арх. вет. наук, кн. 5. 1898.—12. Порчинский И. А., Русский овод (Rhinoestrus purpureus Br.), паразит лошади, впрыскивающий личинок в глаза людей, Тр. по энтомологии, т. VI, 1915.—13. Потемкин В. И., Терапия и профилактика ринэстроза лошадей, Тр. Военно-вет. академии, т. V, 1947.—14. Селютин Н. П., Ринэстроз лошадей, Ветеринария, № 5—6, 1946.—15. Славин А. П., Личинки овода как симулянты сапа, Сов. ветеринария, № 2, 1934.—16. Щербинин И. В., К вопросу о ринэстрозе лошадей в Одесской области, Тр. Одесск. с.-х. ин-та, т. V, 1948.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О НОВЫХ ВСЕЛЕНЦАХ В ФАУНЕ И ФЛОРЕ СЕВЕРНОГО МОРЯ И БАЛТИКИ ИЗ ОТДАЛЕННЫХ РАЙОНОВ

И. И. НИКОЛАЕВ

Латвийское отделение ВНИРО, Рига

В течение последних 100—120 лет фауна и флора Северного моря и Балтики обогатились целым рядом новых видов, до этого известных лишь из отдаленных — внеевропейских — морских водоемов. Часть этих видов быстро приспособилась к новым условиям и широко распространилась у берегов Западной Европы, особенно в сторону Балтики. Отдельные виды в определенных экологических условиях стали весьма обычными, а в некоторых районах даже массовыми компонентами фауны и флоры. Роль данного «переселенческого комплекса» в жизни Северного моря и Балтики все возрастает, что особенно заметно стало на протяжении последних 30—40 лет.

Появление подавляющего большинства, если не всех, новых вселенцев у побережий Европы связано, несомненно, с человеческой деятельностью, причем мореплавание явилось единственным средством их трансокеанического расселения. Но существенно отметить, что ни один из нижеперечисленных вселенцев не был завезен человеком в европейские воды сознательно, т. е. как полезный в том или ином отношении организм. Наоборот, целый ряд вселенцев оказались безусловно вредными организмами, причиняющими ущерб устричному или морскому рыбному промыслу. В этом отношении полной противоположностью является сознательное изменение фауны естественных водоемов в СССР, направленное на повышение промысловой, прежде всего рыбной, продуктивности последних. Успешная акклиматизация азовского червя нереис в Каспии [2], где им в настоящее время уже питаются многие промысловые рыбы, может служить убедительным примером этого. Широкая акклиматизация промысловых рыб в самых различных водоемах нашей страны является общеизвестным фактом, и мероприятия эти с каждым годом все возрастают.

Как уже упоминалось, часть новых вселенцев в Северное море быстро распространяется у берегов Европы, особенно внутрь Балтийского моря. Последние исследования Латвийского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в 1946—1948 гг., а также Балтийской экспедиции ВНИРО в 1948—1949 гг. показали, что некоторые новые вселенцы распространились почти по всему Балтийскому морю. Поскольку процесс проникновения этих новых форм из Северного моря в Балтику продолжается, представляет интерес предвидеть возможное появление в наших водах Балтики новых видов фауны и флоры. Есть основание считать, что сравнительно интенсивное продвижение их в последние два десятилетия во внутреннюю Балтику связано с происходящим изменением гидрологического режима этого моря в сторону потепления и осолонения [3, 4].

По литературным данным, в настоящее время в Северном море и Балтике распространились следующие новые формы из географически отдаленных районов.

Biddulphia sinensis Grew. Планктонная диатомовая водоросль, широко распространенная в тропических и субтропических водах Тихого и Индийского океанов — от Японии до Красного моря. До ноября 1903 г. у берегов Европы отсутствовала. В ноябре 1903 г. наблюдалось внезапное массовое появление этого вида в Скагерраке и в смежном районе Северного моря, причем характерно, что еще в сентябрьских сборах планктона того же года эта водоросль ни разу не была обнаружена ни в Северном море, ни в Скагерраке. В ноябре 1904 г. этот вид уже в массе появился у бельгийского берега. С того времени биддульфия китайская ежегодно осенью, главным образом в ноябре, развивается в большой массе в Скагерраке и в восточной части Северного моря. В небольшом количестве она встречается по всему Северному морю, а также в Каттегате и в Балтике до Данцигской бухты. Нами этот вид был обнаружен в октябре 1947 г. в Готландской котловине около Клайпеды, что указывает на продолжающееся распространение его в сторону восточной Балтики.

До сих пор во всей Атлантике, кроме вод, омывающих Западную Европу, этот индо-пацифический вид отсутствует. Условия массового развития данного вида в европейских водах значительно отличаются от условий в тропических и субтропических водах. По Остенфельду (Ostenfeld [11]), массовое развитие его в Северном море наблюдается при температуре около 12° и солености от 35 до 27‰, в то время как в Красном море — при температуре около 27° и солености от 38‰ и выше.

Colpomenia peregrina Sauv. Эта характерная бурая водоросль, обитающая в качестве эпифита на фукусах и других крупных водорослях, в Западной Европе впервые была обнаружена в 1905 г. в нескольких местах по обе стороны Ламанша. В 1909 г. она была зарегистрирована в южной части атлантических побережий Франции, а в 1911 г.— у испанской границы. Еще дальше от начального места обнаружения эта водоросль распространилась в северном и северо-восточном направлениях. В 1926 г. она появилась у острова Мэн, а в 1940 — в Лимфиорде недалеко от Скагеррака [10]. В ближайшие годы можно ожидать ее появления в Скагерраке, Каттегате и даже в западной Балтике. До недавнего времени Colpomenia peregrina принимали за разновидность широко распространенной в тропических и субтропических водах Colpomenia sinuosa, которая распространена и в Средиземном море — до Гадица в Испании. Но последние исследования Лунда (Lund [10]) показали, что данный вид значительно отличается от C. sinuosa и, наоборот, совершенно тождественен кольпомении, распространенной у берегов Северной Америки (на север до Аляски). Предполагается, что этот вид попал в Европу подобно некоторым моллюскам (см. ниже) в связи с акклиматизацией американских устриц.

Bonnèmansonia hamifera Sauv. Бурая водоросль, распространенная у берегов Японии и Калифорнии. По данным Остенфельда [11], в начале этого века появилась у берегов Англии и Франции, но, повидимому, широкого распространения в европейских водах не получила, так как в более поздней литературе упоминаний о ней мы не встретили.

Asparagopsis armata Sauv. Красная водоросль, распространенная у берегов Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. В 1925 г. была обнаружена у атлантического побережья Франции [12].

Petricola foladiformis Lam. Двустворчатый моллюск, распространенный у атлантических берегов Америки (главным образом Северной). В Европе впервые обнаружен в 1890 г. в устье Темзы.

В 1907 г. он был найден у западного берега Дании, а в настоящее время встречается в Скагерраке, Ослофиорде и Каттегате. В Балтике живые экземпляры не встречались, но пустые створки не раз находили у южного берега [13]; появление этого вида в советских водах Балтики вполне возможно. У восточных берегов Англии Petricola foladiformis в настоящее время является весьма обычным компонентом донной фауны. Предполагается, что она, как и некоторые другие формы, завезена в Европу случайно, при акклиматизации американских устриц.

Crepidula fornicata L. В 80-х годах прошлого века у берегов Англии был обнаружен этот североамериканский моллюск, который сразу вызвал тревогу на устричных промыслах, как опасный вредитель. Действительно, в течение немногих лет этот моллюск сильно размножился и стал причинять крупный ущерб устричным банкам. В районе устья Темзы он превращает устричные банки буквально в сплошную массу пустых створок [9]. Промышленниками была объявлена большая премия за радикальное средство против этого непрошенного заокеанского гостя. Однако такого средства до сих пор не найдено, и Crepidula продолжает распространяться. Установлено, что Crepidula fornicata завезена в Европу вместе с американской устрицей. В настоящее время она распространилась до берегов Дании. Появление в Балтике мало вероятно, так как распространение ее, как вредителя устриц, тесно связано с распространением последних.

Urosalpinx cinerea Sav. Этот моллюск, как и предыдущий, является вредителем устриц и завезен в Европу из Северной Америки. Он появился у восточных берегов Англии около 30 лет назад и в настоящее время довольно широко распространен там, причиняя ущерб устричному промыслу. Русское название этого вида — «устричное сверло» — следует считать весьма подходящим.

Venus mercenaria L. Данный моллюск, завезенный также из Северной Америки, в пределах Северного моря был обнаружен впервые в 1864 г. В течение первых 30 лет он довольно сильно размножился там, но потом численность его весьма сократилась. В настоящее время он еще встречается в Северном море, но очень редко.

Martesia striata L. Этот моллюск-древоточец завезен в Англию из Индийского океана около 100 лет назад. В настоящее время широко распространен по атлантическим побережьям Англии.

Potamopyrgus cristallinus March. (Hydrobia jenkinsi). Солоноватоводный моллюск, завезенный в Европу из западной Индии около 70 лет назад. В 1883 г. впервые был обнаружен в устье Темзы и в настоящее время широко распространен в солоноватых, реже пресных водах Англии. В западной Балтике впервые обнаружен в 1908 г. и быстро расселился почти по всему морю: в 1917 г. обнаружен у Балтийска (Пилау), в 1920 — у Готланда, в 1927 — в Рижском заливе. В настоящее время встречается также в Финском и южной части Ботнического залива.

Congeria cochleata Kickx. Восточноафриканский моллюск. В европейских водах впервые был обнаружен в гавани Антверпен. В настоящее время распространен от Голландии до южной Балтики. Появление в советских водах Балтики очень возможно в ближайшие годы.

Acartia tonsa Dana. Солоноватоводная копепода, широко распространенная у атлантического берега Южной и особенно Северной Америки. В европейских водах впервые обнаружена в планктонных материалах из Зюдерзее в Голландии, собранных в 1914—1916 гг. В 1927 г. она обнаружена у атлантического берега Франции и в настоящее время является весьма обычной в солоноватых и, реже, пресных водах почти всей Западной Европы. В Балтике расселение этого вида, судя по первым находкам, было также очень быстрым: в 1925 г. она была обнаружена в Данцигской бухте, в 1926 г.— в Рижском заливе, в 1934 г.—

в Лужской губе Финского залива [5]. Таким образом этот вселенец в течение первых 40 лет распространился на пространстве от южных берегов Финляндии до Франции и Англии. Acartia tonsa является наиболее солоноватоводным видом данного рода, нередко встречаясь в совершенно пресной воде.

Китайский краб (Eriocheir sinensis M.—Edw.). Первая находка этого представителя тихоокеанской фауны (распространен главным образом в китайских водах от Кореи до Формозы) в Европе была зарегистрирована в 1912 г.— в одном из притоков Эльбы. В течение 12—15 лет после этого краб встречался единично и преимущественно в бассейне Эльбы и в районе Гамбургской гавани. Но в следующие годы расселение краба шло чрезвычайно быстро. К 1935 г. он распространился на большей части акватории Северного моря и в Балтийском море на север до южной части Ботнического залива и на восток до Выборга и Западной Двины. В восточной Балтике расселение китайского краба, судя по первым его находкам, шло следующим образом: 25 мая 1932 г.— Данцигская бухта, 25 сентября 1932 г.— озеро Папен южнее Лиепаи, август 1933 г.—Лиепайское озеро, 1933 г. у Выборга и у Аландских островов, 16 августа 1935 г.— Западная Двина у Доле (25 км выше устья) и 1 октября 1935 г.— озеро Бабите у южного берега Рижского залива. После этого был ряд сообщений о находках краба в восточной Балтике в 1936, 1937 и 1938 гг., но уже не далее тех границ, которые были достигнуты в 1935 г. В последние годы (1946—1949) в Латвийское отделение ВНИРО поступал ряд экземпляров и сообщений о нахождении краба у берегов Латвийской ССР.

Можно говорить, что после достижения кульминационного распространения на восток и север Балтики в 1935 г., т. е. на 23-м году после первой его находки в европейских водах, в последующие 15 лет краб не имел дальнейшего расширения ареала. В южном направлении, наоборот, распространение краба продолжается, особенно в пределах Франции, где он распространился уже до Соммы. Таким образом, в настоящее время китайский краб распространен в большой части Западной Европы — от Финляндии до Франции и Англии.

Расселению китайского краба в Европе посвящена большая литература. Последняя и наиболее крупная работа, опубликованная в 1947 г., принадлежит Гестландту (Hoestlandt [8]). Большой интерес исследователей к этому вселенцу объясняется отчасти тем, что в местах массового скопления — например в Дании и северной Германии — он приносит существенный вред рыбному промыслу, как большой хищник, уничтожающий не только значительное количество организмов, служащих пищей некоторых промысловых рыб, но охотно поедающий и самих рыб, когда последние попадают в ловушки.

Eliminus modestus. Этот обычный представитель фауны ракообразных эстуариев Новой Зеландии и Австралии около 30 лет назад был обнаружен у берегов Англии и с того времени довольно широко здесь распространился. В мелководных илистых эстуариях южной Англии он местами стал преобладающим видом. В настоящее время встречается в Голландии и постепенно распространяется в северном направлении. Очень возможно появление и в Балтике [1].

К перечисленному выше комплексу видов по существу следует отнести также Mya arenaria L. и Acmaea testudinalis L., к которым неприменим лишь термин «новые вселенцы», поскольку они появились в евро-

[1] Как показано, Я. Бирштейном («Природа», 1951), считавшийся эндемиком голландского Зюйдерзее краб Heteropanope tridentata оказался чрезвычайно близок к американскому виду Rhitropanopeus harrisi (Sould), обитающему в пресных и солоноватых водах атлантического побережья Америки. Таким образом, этот краб представляет собой переселенца из Америки в Европу в 70-х годах прошлого века. Из Зюйдерзее он переселился в северную Германию и в Черное море. *Прим. редакции.*

пейских водах, по последним данным [7] в XVI—XVII вв. Остановимся на первой из них несколько подробнее.

Mya arenaria в настоящее время является обычным представителем бентоса почти по всему Балтийскому морю, во всех эстуариях Северо-Западной Европы и у нас на севере — в Баренцовом и Белом морях. В недалеком прошлом в Балтике она была распространена еще больше, так что в предшествующей фазе исторического развития это море было названо некоторыми геологами «Миевым морем». В более ранних четвертичных отложениях она в Европе нигде не найдена, в то время как по восточному берегу Северной Америки является обычной формой в четвертичных и верхнетретичных отложениях [2].

Подробный анализ геологических, исторических и биологических данных привел Гессланда (Hessland [7]) к заключению, что Mya arenaria появилась у берегов Европы в XVI—XVII вв., причем автор считает, что она была завезена сюда или как съедобный моллюск, или, во всяком случае, вместе с другими съедобными моллюсками, прежде всего с американской устрицей, которую европейцы с давних пор безуспешно пытались у себя акклиматизировать. Попытки акклиматизировать американскую устрицу в Европе особенно усилились в XIX в., когда у берегов Англии добыча устриц, вследствие хищнического промысла, резко сократилась. Но американская устрица размножается при более высокой температуре и здесь не акклиматизировалась. По той же причине не удалось акклиматизировать и португальскую устрицу.

Выводы

Характеризуя биологические и эколого-географические особенности всего комплекса новых вселенцев в Северное море и Балтику, можно отметить следующее:

1. По систематическому составу данный комплекс представлен следующими группами: 1) красные водоросли — 1, 2) бурые водоросли — 2, 3) диатомовые водоросли — 1, 4) моллюски — 7 (+ 2 более древних вселенца), 5) ракообразные — 3.

2. По месту обитания представлены как пелагические (планктонные), так и донные формы; последние резко преобладают. В планктоне до сих пор зарегистрировано лишь два вида, причем один из них относится к фитопланктону (Biddulphia), а другой — к зоопланктону (Acartia). Остальные 12 видов — донные обитатели; из них три представляют фитобентос и девять — зообентос.

3. По географическому распространению новые вселенцы представляют все основные океанические области, за исключением Арктики и Антарктики. Наибольшее количество новых форм распространено у атлантического берега Америки (преимущественно Северной), что вполне объяснимо значительным соответствием гидрологических условий у берегов Западной Европы и Северной Америки, относительно меньшим расстоянием и более интенсивным мореплаванием в промежуточной области (Атлантика).

4. Экологически новые вселенцы представлены почти исключительно эвритермными и эвригалинными формами, распространенными преимущественно в прибрежных слабо соленых водах умеренной и субтропической областей. Наибольшее распространение получили ярко выраженные солоноватоводные формы, нормально обитающие не только в слабо

---

[2] К указанным автором вселенцам в Балтийское море следует также отнести американскую медузу Nemopsis bachei, попавшую в голландские воды, каспийских Cordylophora caspia и Corophium curvispinum, проникших в Балтику речными системами (Зенкевич [1]). *Прим. редакции.*

соленых водах эстуариев, но и в совершенно пресной воде нижнего течения рек (китайский краб, Acartia tonsa, Potamopyrgus cristallinus).

5. Удельный вес рассмотренных вселенцев в фауне и флоре Северного моря и Балтики за последние 40—50 лет заметно возрос. Их расселение и биология в наших водах Балтики заслуживают специального изучения.

Литература

1. Зенкевич Л. А., Распространение пресноводных и солоноватоводных кишечно-полостных, Зоол. журн., т. XIX, вып. 4, 1940.— 2. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, 1947.—3. Николаев И. И., О продвижении тепловодных и солоноватоводных элементов фауны и флоры во внутреннюю (восточную) Балтику, ДАН СССР, т. LXVIII, № 2, 1949.—4. Николаев И. И, Биологические показатели осолонения Балтийского моря, Природа, № 5, 1950.—5. Смирнов С. С., О появлении Acartia tonsa Dana в Финском заливе, ДАН СССР, т. III, № 5, 1935.—6. Шорыгин А. А. и Карпевич А. Ф., Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема, 1948.—7. Hessland J., On the quartenary Mya period in Europa, Arkiv för Zoologi, Bd. 37, H. 2, 1946.—8. Hoestlandt H., Recherches sur la biologie de l'Eriocheir sinensis en France, Annales des l'Institut océnographique, NS, vol. 24, 1948.—9. Flattely F. a. Walton C., The biology of the sea-shore, 1946.—10. Lund S., On Colpomenia peregrina Sauv. and its occurence in Danish waters, Report of the Danish Biological Station, vol. 47, 1945.—11. Ostenfeld C., Immigration of a Biddulphia sinensis in the North Sea waters, Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. 2, 1909.— 12. Sauvageau C., Sur quelques algues floridées renformant de l'iode à l'état libre, Bull. Station biologique Arcachon, 22, 1925.—13. Schlesch H., Über die Einwandeerung nordamerikauischer Meeresmollusken in Europa,- Arch. für Mollusken-Kunde, vol. 64, Hft. 2, 1933.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ХИЩНЫХ РЫБ

К. Р. ФОРТУНАТОВА

Астраханский государственный заповедник

Изучение питания хищных рыб имеет большое значение для построения рационального рыбного хозяйства. За последнее время проблема хищник — жертвы привлекает все большее внимание. В своих последних работах Г. В. Никольский [9, 10], останавливаясь на вопросах управления продуктивностью стада рыб, подчеркивает значение влияния хищников. Для разработки мероприятий по ослаблению влияния хищников на другие виды рыб он считает необходимым изучение тех закономерностей, которым эти отношения подчиняются.

В условиях дельты р. Волги и прилегающего мелководья Северного Каспия вопрос о роли хищников в связи с начавшимся строительством мощных гидроузлов в районах г. Куйбышева и г. Сталинграда приобретает особо актуальное значение.

Чтобы определить значение хищных рыб и наметить пути воздействия как на хищников, так и на те виды, которые они потребляют, необходимо, в первую очередь, остановиться на методике изучения питания. При этом, помимо выбора способов сбора материала, разборки содержимого кишечников и дальнейшей числовой обработки, необходимо определить и те вопросы, которые требуют разрешения.

Объектом нашего изучения являлись хищники дельты р. Волги, питающиеся, в основном, за счет других представителей ихтиофауны; это позволило нам не ограничиваться только изучением питания, но одновременно затронуть и другие стороны биологии рыб, с учетом условий их существования. Мы стремились собрать такой материал, который позволил бы осветить динамику питания и пищевых отношений хищников.

Для осуществления поставленных задач было намечено изучение не одного вида, а группы хищных рыб, имеющих наибольшее распространение и значение в нижней зоне дельты р. Волги. Такие хищные рыбы, как сом, щука, судак, жерех, бо́льшую часть года держатся на одних и тех же участках дельтовых рек и рассматривались нами, как единый комплекс, влияющий на численность промысловых и непромысловых рыб.

Для выяснения значения хищника было необходимо изучение вида на протяжении всего его жизненного цикла. С этой целью, одновременно с изучением питания взрослых рыб, проводилось изучение и питания мальков, с момента перехода их на хищнический образ жизни. Одновременно с питанием изучались и другие стороны биологии хищных рыб: их распределение, поведение в течение года, созревание половых продуктов, темп роста и т. д. Кроме того, производились наблюдения за распределением и сезонной сменой ихтиофауны. Для сопоставления качественного и количественного состава рыб в водоемах дельты и в питании хищников были использованы статистические сведения рыбколхо-

зов, расположенных у верхней границы заповедника, а по учету молоди — наблюдения Каспийского филиала ВНИРО.

Стационарные наблюдения проводились на Обжоровском участке Астраханского заповедника, расположенном в восточной части дельты р. Волги, в системе р. Бузана. Для выяснения локальных изменений в характере питания хищных рыб дополнительно было обследовано четыре других участка нижней зоны дельты. Питание рыб изучалось как полевым, так и экспериментальным методом. Экспериментальные наблюдения были поставлены главным образом для выяснения скорости переваривания у хищных рыб.

Для определения влияния внешних условий на распределение и поведение как самих хищников, так и организмов, входящих в состав их пищи, производились стационарные гидрологические наблюдения. Учитывались как кратковременные годовые изменения, так и изменения более длительного порядка, связанные с понижением уровня Каспийского моря.

Перечислив круг вопросов, которые были включены в программу изучения питания хищных рыб, перейдем к методике работы и, в первую очередь, к методике сбора полевого материала.

В работах, посвященных изучению питания рыб, обыкновенно излагается методика исследования. Но, как правило, в ней описывается главным образом способ обработки материала, т. е. методы анализа содержимого кишечника и дальнейшей его обработки. Способу же полевого сбора материала обычно уделяется мало внимания. Часто на исследовательских судах и на стационарных наблюдательных пунктах материал собирается малоквалифицированным персоналом. Не редки случаи, когда при явных недостатках собранного материала, он все же используется для научных выводов. Сбор материала обычно проводится по предусмотренному плану, в намеченные сроки, с указанием количества экземпляров, необходимого для анализа. Естественно, что сбор материала по заранее намеченной схеме может отражать случайные, отдельные моменты в жизни рыб, не вскрывая сущности биологического процесса.

По мнению М. С. Кун [6] и Г. В. Болдовского [4], ежедекадный сбор материала недостаточно отражает смену видового состава пищи. Для устранения этого недостатка авторы применяли в летнее время дополнительные ежедневные «визуальные» наблюдения. К сожалению, при дальнейшей числовой обработке материал был сведен в среднемесячные или биологические периоды и детальные наблюдения не получили в работе должного отражения.

А между тем к качеству сбора материала следует предъявлять наиболее строгие требования, так как он, не в меньшей степени, чем методика дальнейшей обработки, определяет круг тех выводов, которые можно сделать на основании проведенной работы, а также и степень достоверности и ценности этих выводов.

При изучении биологии питания хищных рыб в низовье дельты р. Волги была сделана попытка шире применить биологический метод исследования, приблизив изучение в природных условиях к опытным. Материал собирался изо дня в день, причем для анализа питания использовались все хищные рыбы, которых удавалось поймать в районе работ. В нашу задачу не входило одновременное получение больших проб. Часто приходилось удовлетворяться и небольшим количеством экземпляров. Собирая материал понемногу, но последовательно, мы стремились к одной цели — не выпускать хищников из-под наблюдения.

Сбор материала проводился в течение двух лет, начиная с апреля 1948 г. по май 1950 г. Всего, учитывая дополнительные сборы лета 1947 и 1950 гг., мы располагаем следующим материалом по питанию хищных рыб (табл. 1).

Таблица 1

	Сом	Щука	Судак	Жерех	Всего
Взрослые рыбы	3442	3480	1839	1707	10 468
Молодь	153	300	156	389	998
Итого	3596	3780	1995	2096	11 466

Одновременное наблюдение за питанием четырех видов хищных рыб следует рассматривать и как методический прием. Данные, полученные по питанию одного вида, контролировались характером питания других хищников, пойманных в то же время, в тех же условиях и теми же орудиями лова. Систематическое сопоставление питания четырех видов хищников то подтверждало однородный характер их питания, то колебания расхождение, давая уверенность в правильности подмеченных закономерностей и позволяя разобраться в пищевых отношениях этой группы рыб, встречающихся на одних и тех же участках дельты.

Обработка содержимого кишечника хищных рыб производилась различно у желудочных и безжелудочных рыб. У рыб, имеющих четко выраженный желудок, как то: у сома, щуки и судака, учитывалось только содержимое желудка. Оно рассматривалось всегда в свежем виде, непосредственно после общего биологического анализа и вскрытия рыбы. Пищевой комок целиком взвешивался и перекладывался для дальнейшей обработки в кювет, где и разбирался по отдельным компонентам.

У жереха, не имеющего четко выраженного желудка, для анализа бралось содержимое всего кишечника, которое рассматривалось по трем отделам, что позволило установить последовательность потребления пищи в течение суток. Содержимое кишечника обрабатывалось не в свежем виде, что оказалось затруднительным из-за большого количества слизи, обволакивающей все содержимое кишечника. Примененная М. Н. Линевым [7] при изучении питания хищных рыб р. Амура фиксация кишечника формалином оказалась мало пригодной для обработки материала по питанию жереха дельты р. Волги. Извлечение из зафиксированного пищевого комка большого количества мелких косточек размером 1,0—2,0 мм было и затруднительно, и непостоянно и потребовало затраты большого количества времени. Чтобы облегчить и ускорить разборку материала, по инициативе сотрудника И. Н. Ковалева был применен способ мацерации. Содержимое каждого раздела кишечника, после предварительного взвешивания, мы закладывали в пробирку, снабжали соответствующей этикеткой с указанием раздела кишечника, заливали водой и оставляли стоять до полного разложения органического вещества. Через одну-две недели, в зависимости от температуры, процесс гниения заканчивался, содержимое пробирки выкладывалось на бактериологическую чашку, отмывалось и оставшиеся кости определялись, просчитывались и измерялись под бинокуляром.

Жерех, как известно, имеет глоточные зубы, при помощи которых он размалывает пищу. В его кишечнике, независимо от отдела, редко можно встретить целые организмы. Поэтому определение состава его пищи пришлось целиком проводить по остаткам костей. Определение рыб велось главным образом по глоточным и челюстным костям, которые дольше, чем другие черепные кости, сохраняются в кишечниках рыб.

Естественно, что для дальнейшей обработки материалов по питанию жереха пришлось пользоваться восстановленными весами. Для определения рыб по костям и получения переводных коэффициентов между размерами костей и размером и весом рыб был собран специальный материал, в который вошло 29 различных видов рыб. Пойманных рыб мы измеряли, взвешивали, группировали по размерам с интервалами в 0,5 см, после чего у рыбок отрезали головы. Головы от каждой размерной группы закладывали в отдельные пробирки, этикетировали и заливали водой. После окончания гниения содержимое пробирок промывали, нужные кости отбирали и измеряли при помощи окуляр-микрометра.

На основании вычисления средних размеров на каждую размерную группу строились графики, показывающие соотношения между длиной кости и длиной рыбы и между ее длиной и весом. Для удобства дальнейшего пользования материалом по каждому виду составлялись переводные таблицы.

Соотношение между длиной и весом воблы и зависимость между ее длиной и размером глоточных костей приведены на рис. 1.

Для получения данных по пересчетам был использован материал не только по молоди, но и по рыбам промыслового размера. У взрослых особей кости вычленялись непосредственно после измерения и взвешивания рыбы и промерялись в свежем виде.

Как и в предыдущих наших работах по изучению питания хищных рыб Черного моря [13, 15], мы пользовались восстановленными весами для всех изучаемых хищников. В тех случаях, когда у желудочных хищников пища была слабо переварена и ее можно было измерить, ее первоначальный вес восстанавливался по длине рыбы. В противном случае определение видового и размерного состава компонентов проводилось, как и у жереха, по отдельным костям.

Рыбы, обнаруженные в питании хищников, почти всегда определялись до вида. Как сбор, так и обработка полевого материала производились для каждой рыбы индивидуально. Для каждого организма определялась степень его переваренности по общепринятой шкале, приведенной в работах А. Ф. Карпевич и Е. Н. Боковой [5] и К. Р. Фортунатовой [13, 15].

Для проверки и получения дополнительных данных по характеру переваривания пищи, установления среднего процента ее разрушения в течение суток и выяснения скорости переваривания пищи в разные сезоны были проведены специальные наблюдения. Для сома и щуки ставились опыты в деревянных плавучих садках с окошками из мелкоячейной металлической сетки, которые устанавливались в реке на течении. Хищники отсаживались по одному в каждый садок, и к ним, после нескольких дней

голодания, пускались живые рыбы (преимущественно мелкая густера, уклея, вобла), предварительно измеренные и взвешенные. Пища давалась вечером, при наступлении сумерек. Через час осадок осматривался и несъеденная пища выбиралась. Хищники оставались в садке и через 24 часа вскрывались. Содержимое кишечника взвешивалось целиком и по отдельным компонентам, устанавливался процент разрушения каждого организма и давалось подробное описание внешнего состояния.

Содержать и кормить в опытных условиях жереха не удавалось. Для выяснения времени, необходимого для опорожнения трех разделов кишечника у жереха, применялся следующий способ. Жерех отлавливался в утренние часы, в период его интенсивного питания. Часть пойманных рыб немедленно вскрывалась, и устанавливались характер и степень наполнения трех отделов кишечника. Другая же часть пойманных рыб отсаживалась в садок, затем последовательно отлавливалась по нескольку экземпляров и вскрывалась через 12, 16, 20 и 24 часа. Для каждого вскрытия составля-

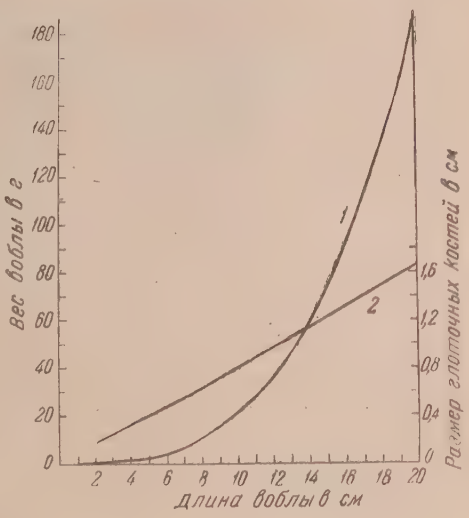


Рис. 1. Соотношение между длиной и весом воблы и зависимость между ее длиной и размером глоточных костей

1 — соотношение между длиной и весом воблы, 2 — зависимость между длиной воблы и размером глоточных костей

лось подробное описание распределения пищи по разделам кишечника. Дальнейшая обработка для определения видового состава пищи велась, как указывалось выше, способом мацерации.

При том детальном ежедневном сборе материала по питанию хищников, который был применен, естественно возник вопрос о путях его дальнейшей обработки. Обобщать собранный материал в месячные сводки, большей частью не отражающие биологические периоды в питании хищников, не имело смысла. Была сделана другая попытка — свести весь материал по биологическим периодам, учитывая при этом и интенсивность питания и состав пищи. Но при обработке выяснилось, что календарные сроки этих периодов будут меняться по годам, в зависимости от факторов среды и, в первую очередь, от гидрометеорологических условий. Кроме того, эти изменения у разных видов протекали не однородно. От обобщения материала по биологическим периодам пришлось отказаться, так как такое обобщение характеризовало питание определенного вида в определенном году и исключало возможность сопоставления питания четырех изучаемых видов рыб. Использование для характеристики питания данных ежедневных анализов крайне загромоздило бы работу.

Числовую обработку материала было решено проводить по пятидневкам, которые рассматривались как единая проба. Проба по пятидневкам имеет те преимущества, что она характеризует достаточно короткий период, она легко сопоставима с общепринятыми сводками гидрометеорологических наблюдений и по статистике уловов. Пробы по пятидневкам легко объединяемы в месячные сводки, что делает полученный материал сопоставимым и с литературными данными.

Значение в пище хищников отдельных компонентов определялось методом встречаемости, весовым методом и учетом количества заглоченных организмов.

Для получения данных о степени накормленности рыбы в момент ее вылова вычислялся общий индекс наполнения, т. е. устанавливалось процентное отношение веса пищевого комка к весу рыбы. Что касается частных индексов наполнения, то при изучении питания хищных рыб применение их представляется мало целесообразным. Хищники, по сравнению с другими рыбами, питаются более крупными организмами. В зависимости от степени переваренности, веса компонентов будут сильно меняться

и отношение их веса к весу хищника будет отражать лишь случайные моменты, зависящие от длительности нахождения пищи в кишечнике. Поскольку нас интересовало фактическое, а не случайное значение отдельных видов, обработка велась с применением восстановленных весов. Применяя восстановленные веса, можно было, во-первых, определить весовое значение отдельных компонентов в процентах от общего восстановленного веса содержимого кишечника, во-вторых,— перейти к выражению количественной стороны питания в виде суточных рационов, необходимость употребления которых указывается большинством авторов, работающих в области изучения питания рыб [17].

Суточный рацион жереха, в отличие от других видов, определялся только в естественных условиях. При этом был использован метод которым пользовались при изучении питания камбалы Блегвад (Blegvad [18]) и при определении суточного рациона у воблы Н. С. Новикова [11]. Пробы по питанию жереха брались через каждые два часа. Пища разбиралась, как всегда, по трем разделам кишечника, с учетом как видового, так и размерного состава пищи и путем просчета количества заглоченных организмов. Полученные данные позволили не только подойти к установлению суточного ритма питания у жереха, но и уточнить картину ската некоторых видов молоди, как, например, чехони, сазана, который не всегда получает правильное отражение при специальных работах.

Для разрешения проблемы питания рыб важно знать не только что́ и сколько ест рыба, но и когда и как она находит свою пищу и какие условия необходимы для ее добывания. Как указывалось рядом авторов (А. П. Андрияшев [1, 2], Л. В. Арнольди [3], К Р. Фортунатова [13]), рыбы, имея сходные элементы в питании, но резко отличаясь по способу добывания пищи, могут играть совершенно различную роль в пищевых цепях водоема, имея различный суточный рацион и кормовой коэффициент.

Наибольшие различия в образе жизни и способе добывания пищи у четырех изучаемых видов рыб наблюдаются между сомом и жерехом.

Сом — типичный малоподвижный хищник, связанный с дном. Подстерегая пищу, он при приближении ее настораживается, но остается на месте, хватая добычу на расстоянии, не требующем значительного передвижения. Обычно сом единовременно заглатывает небольшое количество сравнительно крупных организмов. Жерех, в противоположность сому, является хищником открытой воды, активно разыскивающим и преследующим добычу. В период ската молоди рыб он вклинивается в стаи мальков небольшими группами и быстрыми хватательными движениями заглатывает несколько десятков мальков.

Щука занимает промежуточное положение. Она относится к хищникам подстерегающего типа. С дном щука не связана. Поджидая добычу, она маскируется среди зарослей водной растительности, часто преследуя жертву на значительное расстояние. Судак в речной период жизни по способу добывания пищи близок к щуке. Но щука не так подвижна и больше придерживается прибрежных зарослей. В питании щуки и сома часто встречаются относительно более крупные организмы. Оба вида охотно потребляют малоподвижных лягушек и имеют большой среднегодовой процент пустых желудков.

Характеризуя биологию питания хищных рыб, необходимо остановиться на вопросе годового ритма в потреблении пищи. У всех видов имеется чередование периодов интенсивного и ослабленного питания, вплоть до полного прекращения приемов пищи. Такие виды, как сом, жерех, питаются в течение года не более шести месяцев. У щуки и судака полного прекращения питания в зимний период нет. Периоды интенсивного питания непродолжительны и приходятся на весну (или лето) и на осень. Сроки наибольшего потребления пищи совпадают не у всех видов, а потому и влияние хищников как фактора уничтожения рыб носит во времени растянутый характер. Эта своеобразная сезонность питания каждого вида в основном сохраняется, обнаруживая по годам некоторые отклонения, вызванные изменениями внешних условий.

Примененная методика сбора и обработки материала позволила уточнить сроки и характер перехода хищников на тот или иной вид пищи, определить характер изменений в интенсивности потребления, установить связь этих переходов с условиями внешней среды и, в первую очередь, с биологией других видов.

Остановимся на анализе двух моментов в годовом ритме питания хищников: на переходе после зимнего голодания или ослабленного питания на весеннее интенсивное потребление пищи и на характере потребления хищниками молоди рыб в период ее ската по рекам дельты.

Биологически весна в дельте р. Волги начинается с появлением в реках ходовых косяков воблы. В некоторые годы лед едва успеет растаять, как в реках появляется в небольшом количестве так называемая подледная вобла. Ошибочно думать, что с началом появления воблы в реках, т. е. с первых чисел апреля, хищники начинают интенсивно ею питаться. Единичные экземпляры воблы можно отметить в питании сома и судака лишь в четвертую-пятую пятидневку апреля. Разгар нерестового хода воблы приходится на четвертую-шестую пятидневку апреля. Массовое же потребление ее хищниками наблюдается лишь в мае, с первой по третью пятидневку, в период ее нереста в нижней зоне дельты.

Ход воблы и потребление ее хищными рыбами (в процентах встречаемости, по данным 1948 и 1949 гг.) приведены на рис. 2.

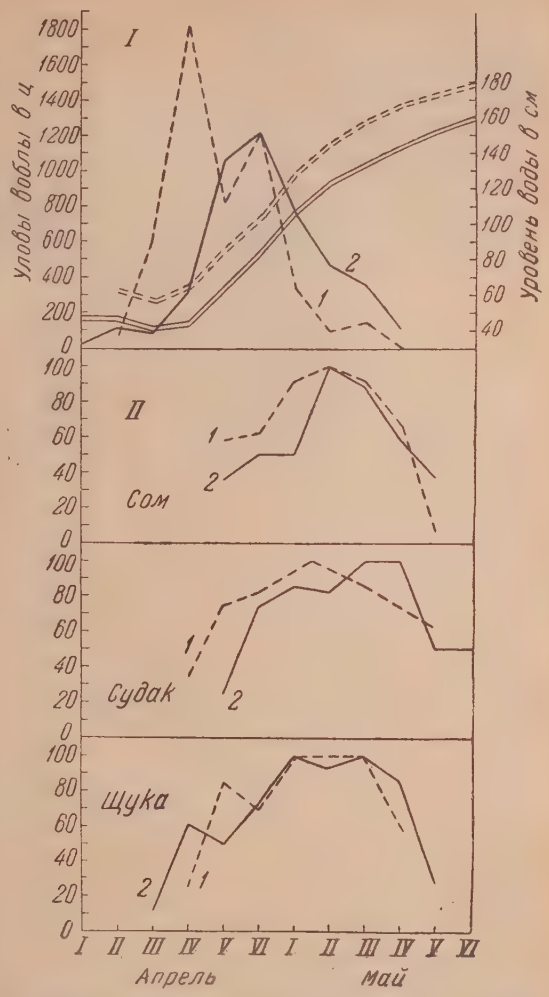


Рис. 2. Ход воблы и потребление ее хищными рыбами (в % встречаемости по данным 1948 и 1949 гг.)

I — ход воблы по данным Бузанского рыбзавода (в ц), *II* — встречаемость воблы в питании сома, судака, щуки; *1* — 1948 г., *2* — 1949 г.

Рассматривая питание хищников в весенний период, когда по рекам дельты происходит массовый нерестовый ход не только воблы, но и других промысловых рыб, мы убеждаемся, что, независимо от сроков их появления в реках и от размера концентрации, они в период хода не потребляются хищниками в большом количестве. Такие виды, как проходные сельди, обычно в значительном количестве не размножающиеся в нижней зоне дельты, не отмечены и в питании хищников. Но в те годы, когда волжская сельдь в большом числе задержалась и нерестилась в предустьевых заливах, она появилась и в рационе хищников.

Остановимся кратко на анализе «характера» перехода хищников на весеннее интенсивное питание. У сома и судака в последних числах апреля происходит резкое увеличение степени накормленности, о чем

можно судить на основании общих индексов наполнения, которые достигают наибольшей величины в первую-вторую пятидневку мая.

У щуки, которая не прекращает равномерного питания в течение всей зимы, такого резкого скачка в степени накормленности нет. Увеличение количества потребляемой пищи у щуки происходит постепенно, при этом общий индекс наполнения в весенний период никогда не достигает такой величины, как у судака и сома (рис. 3).

Жерех после зимнего голодания начинает интенсивно питаться значительно позднее других хищников. Как правило, начало питания жереха приходится на 15 июня. Пища его в этот период состоит целиком из скатывающейся по рекам молоди рыб и в первую очередь — молоди воблы. Как известно, скат молоди воблы в дельте Волги начинается в конце мая и достигает своего максимума в третью пятидневку июня

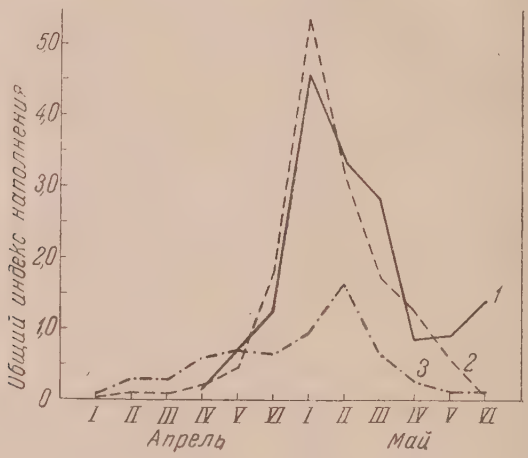


Рис. 3. Общий индекс наполнения у сома, судака и щуки в весенний период 1949 г.

1 — сом, *2* — судак, *3* — щука

(Н. Л. Чугунов [16], В. С. Танасийчук [12]). Сопоставление сроков ската молоди воблы и начала ее потребления жерехом указывает, что в естественных условиях максимальный скат ее происходит без воздействия хищных рыб. Лимитирующим моментом потребления молоди являются ее малые размеры. Даже такой активный хищник, как жерех, начинает потреблять молодь рыб, достигшую определенных размеров,— около 2,0 см.

Характер ската молоди воблы и ее потребление хищниками представлены на рис. 4.

Переход на интенсивное питание у жереха носит еще более скачкообразный характер, чем это было отмечено в весеннем питании сома и судака. В табл. 2 приводим данные общего индекса наполнения кишечников жереха за май — июнь 1949 г. (по пятидневкам).

Рассмотрим это явление несколько подробнее на примере питания молодью воблы — основного компонента летнего питания жереха. Молодь воблы встречается в питании жереха с 15 июня и до начала августа. В течение четвертой, пятой и шестой пятидневки июня она составляет 100% встречаемости. В июле значение ее начинает падать и к концу месяца снижается до 6—9% встречаемости. Учет числа экземпляров молоди воблы, потребляемых жерехом, дает ту же картину. В четвертую пятидневку июня на одного жереха приходится наибольшее число съеденных мальков воблы (26—32 экз.). Через месяц, в четвертую пяти-

Таблица 2

	Май				Июнь			
	1—2	3—4	5—6	1—2	3	4	5	6
Общий индекс наполнения кишечников у жереха	0,173	0,253	0,125	0,012	0,058	1,461	1,165	1,038

дневку июля, число заглоченных мальков воблы на одного жереха составляет менее единицы.

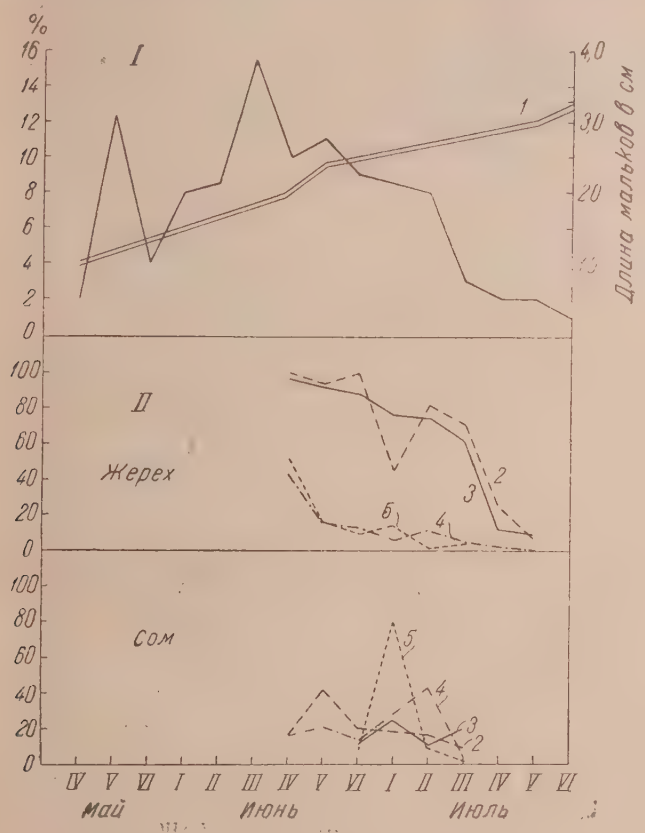


Рис. 4. Характер ската молоди воблы и ее потребление хищниками

I — уловы молоди воблы (в %). *1*— средняя длина скатывающейся молоди воблы по данным В. С. Танасийчук [12] (средние многолетние), *II* — % встречаемости молоди воблы в питании жереха и сома в 1948 г. (*2*) и в 1949 г. (*3*) и число потребляемых мальков воблы жерехом и сомом (в %) в 1948 г. (*4*) и в 1949 г. (*5*)

Подсчитав процентное отношение полученных по пятидневкам данных к сумме всех съеденных жерехом мальков воблы за период ее ската (с 15 июня по 1 августа), получаем следующее: за одну четвертую пятидневку июня жерех съедает в среднем 50% всего количества потребляемого им малька воблы. Подсчеты за два года наблюдений дают близкие величины: в 1948 г. за четвертую пятидневку июня было съедено 44%, а в 1949 г.— 52%.

Сом потребляет молодь воблы значительно меньше; при этом показатели процента встречаемости и количества заглоченных экземпляров не всегда совпадают по времени. В 1948 г. наибольший процент встречаемости молоди воблы был отмечен в пятую пятидневку июня, а потребление наибольшего числа экземпляров приходилось на вторую пятидневку июля. По данным двух лет наблюдения, максимальное потребление молоди воблы у сома приходится на начало июля (1—2-я пятидневка) и составляет в среднем на одного сома 1—3 экземпляра (против 26—32 экз., потребляемых жерехом). В нижней зоне дельты в это время наблюдается интенсивный спад воды, реки начинают входить в берега, скорость течения уменьшается. Несмотря на то, что численность молоди воблы в реках дельты к этому времени сильно сокращается, она делается более доступной для такого малоподвижного хищника, как сом, и по характеру распределения и по своим размерам. Отсюда следует сделать вывод, что практиковавшаяся задержка выпуска мальков из рыбхозов и перенесение его на более поздние сроки никак не может быть одобрена с точки зрения необходимых мероприятий по ограждению молоди промысловых рыб от влияния хищников.

Выводы

1. Начало интенсивного питания хищных рыб как весной, так и летом не совпадает с появлением в водоемах нижней зоны дельты большого количества рыб, входящих в состав их питания.

2. В период массового нерестового хода рыбы хищники питаются ею слабо, вследствие чего многочисленные ходовые косяки воблы, сельдей, идущих по рекам дельты, не испытывают на себе значительного влияния хищников.

3. Массовое потребление воблы наблюдается в период ее нереста, когда крупные стаи распадаются на мелкие группы и держатся в прибрежной зоне.

4. Начало потребления хищниками молоди рыб приходится на середину июня, когда наибольшая волна ската молоди воблы уже прошла.

5. Потребление молоди рыб хищниками определяется ее размерами. Взрослые хищники начинают питаться молодью рыб, когда она достигает 2,0 см длины.

6. Начало интенсивного питания обусловлено не только наличием пищи в водоеме и зависит не столько от ее концентрации, сколько от особенностей распределения, поведения и размеров пищевых организмов, т. е. от степени их доступности для хищника. Однако интенсивность питания не всегда определяется и степенью доступности жертвы и изменяется также в зависимости от физиологического состояния потребителя, т. е. хищника.

7. При длительном голодании или слабом, поддерживающем рационе, независимо от сезона, переход на интенсивное питание носит скачкообразный характер, что можно наблюдать на примере весеннего питания сома и судака и летнего — жереха. Жерех в первую пятидневку интенсивного питания съедает 50% всего количества потребляемой им молоди воблы за период ее ската по рекам дельты. При наличии небольшого, но равномерного питания такого резкого перехода на интенсивное питание не происходит, что можно видеть на примере питания щуки в весенний период и сома в летний.

8. Для ограждения молоди промысловых рыб, выпускаемой рыбхозами, от влияния хищников необходимо учитывать приведенные данные и планировать выпуск мальков на более ранние сроки, до начала их интенсивного потребления хищниками, т. е. в период, когда происходит наибольший скат мальков в естественных условиях.

Излагая методику, примененную при изучении питания хищных рыб нижней зоны дельты р. Волги, мы ограничились только некоторыми примерами, иллюстрирующими, на наш взгляд, преимущества ее применения. Нами не приведены данные по количественно-весовой стороне питания, т. е. по суточным рационам рыб, поскольку материал находится еще в стадии обработки. Тем не менее нам представляется, что и на данном этапе методика, положенная в основу работы, может представлять некоторый интерес для работников, занимающихся изучением питания рыб.

Литература

1. Андриашев А. П., Способ добывания пищи у морского ерша, Журн. общ. биологии, т. V, № 1, 1944.—2. Андриашев А. П. и Арнольди Л. В., Биология питания некоторых донных рыб Черного моря, там же, т. VI, № 1, 1945.—3. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. Р., О группировках литоральных рыб Черного моря, Зоол. журн., т. XV, вып. 4, 1937.—4. Болдовский Г. В., Пища и питание сельди Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 6, 1941.—5. Карпевич А. Ф. и Бокова Е. Н., Темпы переваривания у морских рыб, Зоол. журн., т. XV, вып. 1, 1936; т. XVI, вып. 1, 1937.—6. Куп М. С., Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива, Изв. ТИНРС, т. XXIX, 1949.—7. Лишев М. Н., К методике изучения состава пищи хищных рыб, там же, т. XXXII, 1950.—8. Лишев М. Н., Питание хищных рыб Амура, Тр. Амурской ихтиол. экспедиции, 1945—1949 гг., т. I, 1950.—9. Никольский Г. В., О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1, 1950.—10. Никольский Г. В., О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, там же, вып. 6, 1950.—11. Новикова Н. С., О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях, Вестн. Моск. ун-та, № 9, 1949.—12. Танасийчук В. С., Скат молоди воблы, леща и сазана из полойных водоемов дельты Волги, Тр. ВНИРО, т. XVI, 1941.—13. Фортунатова К. Р., Питание Scograena porcus L. (к методике количественного изучения динамики питания хищных морских рыб), ДАН СССР, т. XXIX, вып. 3, 1940.—14 Фортунатова К. Р., Очерк биологии питания Trachurus trachurur, Тр. Севаст. биол. станции АН СССР, т. VI, 1948.—15. Фортунатова К. Р., Биология питания морского ерша, там же т. VII, 1950.—16 Чугунов Н. Л., Биология молоди промысловых рыб В. К. района, Тр. Астрах. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4, 1928.—17. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения некоторых бентофагов Северного Каспия, диссертация, ВНИРО, 1938.—18. Blegvad H., On the food of fish in the Danish waters witthin the skaw, Rep. of the Danish Biol. Stat., v. XXIV, 1916.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ПУТЯХ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

И. И. КУЗНЕЦОВА

Каспийский филиал Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

С постройкой новых гигантских гидроузлов — Куйбышевского и Сталинградского — произойдут большие изменения на Волге. Комплексное использование богатейших водных ресурсов великой русской реки должно не только отвечать нуждам энергетики, ирригации, водоснабжения, судоходства, но и поднять рыбное хозяйство Каспия на более высокий уровень.

Задачей работников рыбной промышленности Каспия является использование изменяющихся условий так, чтобы обеспечить развитие сырьевой базы рыбной промышленности с максимальным использованием природных запасов остающихся и вновь образуемых водоемов.

Поставленная задача требует отчетливых, точных знаний не только биологии рыб, но и тех процессов, от которых зависит кормность водоема. Изученность биологии полупроходных рыб (сазана, леща, воблы и судака) Северного Каспия позволяет с большой достоверностью судить об их запасах и делать прогнозы уловов. Систематические наблюдения за кормовой базой Северного Каспия позволяют оценивать запасы кормов. Учет новых поколений — урожая сеголетков позволяет судить об относительной обеспеченности промыслового стада пополнением.

Однако состояние сырьевых запасов (и уловов) зависит от ряда других условий, главным из которых является колебание уровня Каспия, со всеми вытекающими из этого изменениями солености, размеров рыбных пастбищ, состава кормов и т. д.

Поскольку уровень Каспия в большой мере зависит от стока Волги, мы сопоставляем изменения уловов воблы и леща (суммарно) [1] с величиной стока Волги (рис. 1). Чрезвычайно близкие изменения кривых позволяют говорить о существовании связи между этими явлениями. Естественно, что при большем стоке вносится больше биогенных элементов, служащих первоисточником для кормовой базы рыб. Учитывать эти факторы необходимо, их воздействие на сырьевые запасы рыбы и уловы несомненно, но пока эти факторы относятся к категории трудно поддающихся управлению. Поэтому сейчас важно учесть те звенья в биологической продуктивности Северного Каспия, которые имеют влияние на запасы рыб и могут быть управляемы. Таким звеном является численность рыб, влияние которой на сырьевые запасы недостаточно учитывается.

Если в водоеме нагуливается меньше рыб, чем может прокормить водоем, и кормовые ресурсы полностью не используются, то рыбопродуктивность водоема и уловы будут низкими. Примером тому может служить Аральское море (Никольский и Морозова [9]). Если между количеством рыбы, потребным для нее кормом и кормовой базой уста-

[1] Улов воблы сдвинут по оси абсцисс к «О» на 3 года, а леща на 4 года, так как в промысле преобладают 3-летки воблы и 4-летки леща.

навливается равновесие, продуктивность и уловы в таком водоеме максимальны. Наконец, если количество рыб велико, потребность в корме превышает кормовые ресурсы водоема, наступает ухудшение кормовой базы, снижается ее воспроизводство,— продуктивность водоема снижается, уловы падают.

Следовательно, уменьшение уловов наступает как в случае малочисленности стада, так и в случае перенаселенности.

Анализ питания воблы и леща (Желтенкова [4], Саенкова [10]) и их кормовой базы — бентоса (Бирштейн [1], Шорыгин [12], Спасский [11]) показывает, что бентос Северного Каспия используется воб-

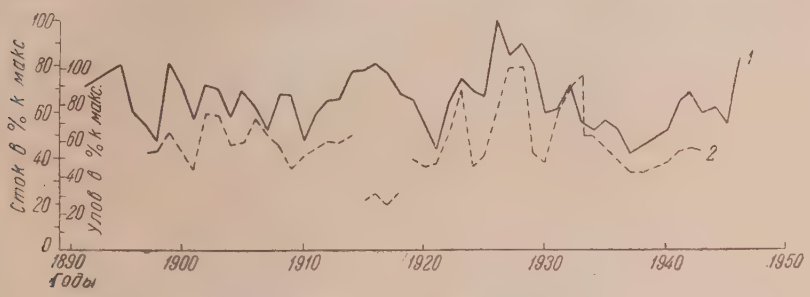


Рис. 1. Сток р. Волги и колебания уловов воблы и леща (суммарно)

1 — сток, *2* — уловы рыбы

лой и лещом весьма интенсивно и между потребителями его возникает конкуренция за пищу. В годы катастрофически низкой биомассы бентоса наблюдалось резкое изменение компонентов питания (например, в 1940 г. вобла из моллюскоеда стала ракоедом) (табл. 1).

Таблица 1

Состав пищи воблы и леща в % (по Саенковой [10])

Состав питания	1935 г.		1940 г.		1941 г.	
	Вобла	Лещ	Вобла	Лещ	Вобла	Лещ
Моллюски	78,6	12,4	11,0	—	60,6	12,9
Ракообразные	3,9	43,6	79,5	—	10,3	47,1

Поскольку вобла и лещ конкурируют из-за пищи, причем в некоторые годы их пищей бывают одни и те же формы, сопоставим общие колебания биомассы бентоса Северного Каспия с уловами воблы и леща (вместе). Изменения в бентосе и колебания уловов воблы и леща, изображенные на рис. 2, позволяют говорить о несомненной связи между ними. Кривая, характеризующая изменения в уловах, с несколькими запозданием повторяет кривую изменений биомассы бентоса.

Несомненно, что биомасса кормовых животных зависит не только от выедания. Не менее важными являются запасы биогенов, условия солености, температура и т. п. Однако, если согласиться с Шорыгиным [12] и Спасским [11], что падение биомассы бентоса Северного Каспия с 1935 г. по 1940 г. явилось только результатом влияния абиотических факторов, то остается совершенно непонятным, за счет чего же Северный Каспий дал огромные уловы воблы и леща в 1935, 1936, 1937 и 1938 гг., сумма которых превысила сумму всех уловов с 1908 по 1947 г. Повидимому, кормовая база в период 1935—1940 гг. не только не ухуд-

шалась, а была чрезвычайно высокой, а низкие показатели по биомассе были обусловлены выеданием бентоса рыбой (табл. 2).

Таблица 2

Биомасса бентоса в Северном Каспии с 1935 по 1940 г. (по Шорыгину [12])

	1935 г.	1936 г.	1937 г.	1938 г.	1940 г.
Бентос в г/м²	40,7	Наблюдений нет	8,3	4,7	15,1

Не менее веским доказательством интенсивного использования кормовой базы бентофагов служит тот факт, что многочисленные поколения сеголетков воблы и леща не давали больших уловов. Численность сеголетков воблы и леща (В. С. Танасийчук, 1948) в 1935—1947 гг. была высокой, а уловы падали. Перенаселенность Северного Каспия

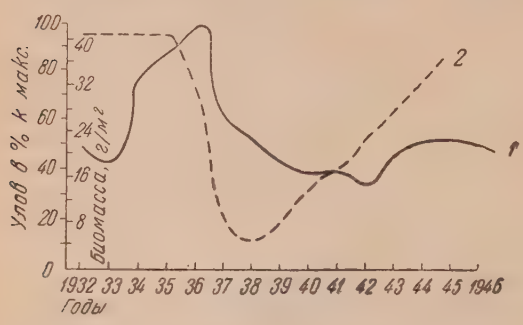


Рис. 2. Колебания уловов воблы и леща (суммарно) и биомассы бентоса

1 — уловы рыбы, 2 — биомасса бентоса

привела к измельчанию воблы и леща в эти годы. Повидимому, высокая численность молодых поколений и напряженная конкуренция из-за пищи являлись причинами уменьшения уловов воблы и леща, резкого снижения биомассы бентоса и изменения его состава. Регулирование численности молодых поколений могло бы значительно смягчить резкость падения уловов и не допустить снижения их до таких размеров (уловы воблы снизились в пять раз).

Численность рыб должна соответствовать кормовым ресурсам водоема на каждом отрезке времени, с тем, чтобы обеспечить наивысший темп роста и лучшее качество рыб, как сырья рыбной промышленности. Контролем правильного регулирования численности будут служить следующие показатели: темп роста, как производное всей суммы внешних условий, возраст наступления половозрелости (Никольский [8]), уловы и возрастной состав стада, а также состояние кормовой базы.

Регулировать численность рыб, размножающихся в дельте Волги, возможно в современных естественных условиях и обязательно в новых условиях при зарегулировании стока. В последнем случае регулирование численности становится обязательным потому, что естественные нерестилища утратят свое значение. Искусственный же выпуск молоди будет плановым, т. е. регулированным в соответствии с кормовой базой моря.

Рыбоводная практика в Волго-Каспийском районе направлена только на увеличение поголовья сеголетков полупроходных рыб, без учета кормовых условий для ее нагула. Водоснабжение современных рыбоводных хозяйств находится в полной зависимости от хода уровня воды в реке. Ни первое, ни второе условие не могут удовлетворять современное хозяйство и тем более при новом режиме водного стока.

В дельте Волги необходимо организовать рыбоводные хозяйства с затоплением, независимым от изменения уровня в реке, и такой системой эксплуатации, которая позволит регулировать состав и число выращиваемых сеголетков.

Для определения масштаба мероприятий и пути технического решения поставленной задачи мы исходим из того количества сеголетков рыб, которое ежегодно нарождается в дельте — 60 млрд. штук. Из них: воблы 10,5 млрд., леща 11,5 млрд., сазана 23,0 млрд., судака 0,7 млрд., «прочих» 15,0 млрд. Определение числа сеголетков произведено на основании их учета на естественных нерестилищах дельты в 1939 и 1940 гг., всего в 12 водоемах, площадью от 13 до 314 га. Общая площадь нерестилищ, на которых производился абсолютный учет сеголетков, — 1000 га; по ним вычислен урожай во всей дельте.

Для того чтобы оценить вычисленный размер урожая сеголетков в 1939 г., т. е. определить, был ли этот урожай высоким, средним или низким, привлекаем многолетние материалы (Танасийчук, 1948) по относительному учету урожая сеголетков. В число многолетних наблюдений входит и 1939 год.

Средний улов за 1 час траления за 18 лет (1931—1947 гг.) по вобле 187 штук, по лещу 189. Заметим, что по относительному учету количество сеголетков воблы и леща почти одинаково, что полностью совпадает с нашими расчетами по дельте, где абсолютные числа урожая сеголетков воблы и леща близки, но также с некоторым превышением значения леща. Улов за 1 час траления в 1939 г. составлял по вобле 232 штуки, по лещу 162. Полученные величины урожая для 1939 г. близки к средним многолетним, но несколько выше по вобле и ниже по лещу; эти отклонения при существующей точности методики учета могут быть не приняты в расчет, тем более что уловы за 1 час траления в разные годы колеблются от 17 до 600 штук.

Вычисленное количество сеголетков воблы и леща, нарождающихся в дельте, является нормальной нагрузкой на естественные корма Северного Каспия. К такому выводу приводят следующие материалы: 1) многочисленное поколение, дорастая до промысловых размеров, давало меньшие уловы, чем малочисленное; например, поколения 1933 г. (17 штук воблы и 16 леща за 1 час траления) и 1932 г. (44 воблы и 71 леща) дали в 1936 г. наивысшие уловы — 1 700 тыс. ц воблы и леща, а «мощные» поколения 1941 и 1942 гг. (300—500 шт. за 1 час траления) дали улов 570 тыс. ц; 2) весьма низкие показатели по биомассе кормового бентоса Северного Каспия — 15—20 г/м² (в Азовском море 313 г/м²) с колебаниями от 5 до 40 г; 3) снижение навесок основной промысловой группы леща — четырехлетка: в 1943 г.— 556 г, в 1944 — 526 г, в 1945 — 472 г, в 1946 — 441 грамм.

Об измельчании воблы в эти годы было сказано раньше. Повидимому, для увеличения уловов леща и воблы, при существующих на Северном Каспии запасах кормов, рационально уменьшить численность сеголетков воблы и леща в пять-шесть раз в сравнении со средней их численностью, определенной нами в 22 млрд. штук, с тем, чтобы иметь некоторый избыток корма. При пластичности воблы и леща (в известных нам пределах) в росте и созревании, для хозяйства выгодней использовать корма меньшим числом особей (голов), быстро растущих и рано созревающих. Этим можно ускорить темп смены поколений, ускорить общий темп биологического процесса во всей цепи кормовой фауны, т. е. увеличить рыбопродуктивность Северного Каспия.

Для таких рыб, как вобла и лещ, ихтиомасса которых составляется из огромного числа особей, следует стремиться к такой их численности, при которой им обеспечивается высокий темп роста, так как самый малый прирост одной особи в сумме даст огромное увеличение их биомассы, а следовательно и уловов. Поэтому колебания уловов воблы (Монастырский [7]) и леща (Дементьева [3]) кореллируются с навеской, а не с численностью стада. Последнее указывает на то, что на Северном Каспии никогда не было недостатка в поголовье.

Для определения площади рыбоводных хозяйств принимаем выпуск

максимального количества молоди промысловых рыб, т. е. 46,5 млрд. штук, с тем, чтобы по мере разработки способов повышения биологической продуктивности Каспия (кормности) количество молоди, выращиваемой в дельте, не лимитировало использование растущей кормовой базы.

При расчете площадей, необходимых в дельте для нереста промысловых рыб и выкармливания личинок и мальков в течение 1—1½ месяцев, принимаем следующие нормативы: 1) рыбопродуктивность (вес сеголетков), равную 200 кг с 1 га (в естественных водоемах дельты, по учету веса сеголетков на 23 водоемах (Кузнецова [6]), рыбопродуктивность колеблется от 6 до 320 кг с 1 га, в среднем 183 кг); 2) навеску сеголетков леща, сазана, воблы и судака, которую они имеют в период миграции с нерестилищ в дельту и в море: вобла — 0,5 г, лещ — 0,6 г, сазан — 2,0 г и судак — 4,0 г; 3) соотношение видов по численности соответственно естественному, полученному в 1939 г.: воблы — 23,6%, леща — 24,8%, сазана — 50,0%, судака — 1,6%; 4) соотношение видов по весу соответственно навескам: воблы — 9,0%, леща — 11,0%, сазана — 75,0%, судака — 4,8%.

Для обеспечения выпуска 46,4 млрд. сеголетков промысловых рыб потребуется нерестово-выростная площадь при рыбопродуктивности современных рыбоводных хозяйств в 200 кг/га — 307,8 тыс. га.

По нормативам, полученным на рыбоводных хозяйствах за 14-летний период их деятельности, количество производителей, необходимое для получения 46,4 млрд. сеголетков, составит: воблы — 21 млн., леща — 3,8 млн., сазана — 3,8 млн., судака — 0,2 млн. штук.

Как показывает расчет, масштаб работ, которые потребуются для воспроизводства запасов полупроходных рыб Северного Каспия, огромный.

При условии выращивания сеголетков в размерах, обеспечивающих восстановление всего стада полупроходных рыб, потребуется нерестово-выростная площадь размером 300 тыс. га.

Современные рыбоводные хозяйства строились и строятся на отдельных, разбросанных по дельте участках — островах, которые по своему рельефу позволяют с наименьшим объемом земляных работ произвести обвалование. Решать таким путем поставленную задачу — нецелесообразно, так как в условиях зарегулированного стока естественные нерестилища или совсем не будут заливаться, или будут заливаться не в те сроки, которые требуются биологией разводимых видов. Механическое заливание нерестово-выростных площадей чрезвычайно удорожит продукцию рыбоводных хозяйств.

Техника зарыбления современных рыбхозов примитивна. В основе ее лежит ручной труд, что при увеличении масштабов в 75—100 раз является нецелесообразным. Вылов и транспортировка производителей в количестве 27,2 млн. голов всех видов должны быть механизированы.

Эксплуатацию нерестилищ следует базировать на опыте, накопленном 14-летней практикой рыбоводных хозяйств, по таким показателям, как сроки зарыбления, сроки выращивания молоди и т. д.

Анализируя перечисленные соображения и учитывая неизвестность графика зарегулированного стока р. Волги, целесообразно разработать мероприятия в следующем направлении: 1) по морской береговой линии дельты проложить земляную дамбу со шлюзами; дамбой перекрыть сеть мелких протоков, шлюзы установить на выходах главных рек; перекрытие сети мелких протоков перераспределит сток и повысит уровень воды в остальных реках (наименования и число главных рек со свободным сбросом могут быть определены после расчетов расхода воды в реках и необходимого подъема уровня воды для затопления 300 тыс. га); 2) затапливаемые участки должны быть обвалованы и зашлюзованы, причем водоустройство рыбоводных хозяйств должно проводиться с уче-

том естественных условий на островах дельты и в соответствии с планом эксплуатации участка.

При этих условиях обеспечиваются: 1) полное регулирование видового состава и числа производителей, а следовательно, и сеголетков, выращиваемых в дельте; 2) сосредоточие добывающего промысла на основных банках и повышение эффективности промысла за счет концентрации рыбы в нескольких протоках; 3) плановый вылов рыбы в реке с отбором производителей; 4) механическая подача рыбы — производителей с мест добычи на нерестилища с помощью гидротранспортеров; 5) затапливание нерестилищ в любые сроки, с любой скоростью затопления и на время, намеченное планом; 6) выпуск молоди в море в любое время и сроки.

Перераспределение стока в смысле сосредоточения его в значительно меньшем числе русел повысит скорость течения на выходных участках и тем самым уничтожит жесткую растительность, улучшит условия захода рыбы с моря, снизит воздействие сгонных и нагонных ветров на ее заход и увеличит твердый биогенный сток в Северный Каспий.

Затапливаемые обвалованные нерестово-выростные площади могут быть использованы совместно с сельским хозяйством. Поочередное использование участков под рыбное и сельское хозяйство повысит рыбопродуктивность рыбоводных хозяйств и откроет широкие возможности для организации орошаемого земледелия без механического полива.

Развитие сельского хозяйства на рыбоводных хозяйствах в годы их летования (через 3—4 года) поведет к непрерывному повышению продуктивности рыбоводных хозяйств, в первую очередь за счет уничтожения жесткой растительности, за счет вспашки и посева кормовых трав, обеспечивающих обогащение почв азотобактериями, а также разложения пожнивных остатков культур («побочный продукт» Вильямса [2]), повышающего содержание азота и фосфорной кислоты.

Обогащение воды нерестово-выростных хозяйств биогенами отразится и на Северном Каспии, куда при сбросе поступит эта вода.

Лесонасаждения на дамбах обеспечат прочность дамб, снизят потери воды на испарения и повысят кормность рыбоводных хозяйств, так как явятся местом укрытия насекомых во время вылета из воды.

Задачи рыбного хозяйства Волго-Каспийского района не могут решаться в отрыве от других отраслей хозяйства. Сочетание интересов обеспечит наиболее рациональное и широкое развитие всех отраслей народного хозяйства.

Литература

1. Бирштейн Я. А., Годовое изменение бентоса Северного Каспия, Зоол. журн., № 3, 1945.—2. Вильямс В. Р., Почвоведение, Сельхозгиз, 1947.—3. Дементьева Т. Ф., О колебании численности леща в южных морях, Доклады ВНИРО, № 8, 1947.—4. Желтенкова М. В., Питание воблы Северного Каспия, Тр. ВНИРО, т. X, 1939.—5. Зенкевич Л. А., Фауна и биологическая продуктивность моря, изд-во «Советская наука», 1947.—6. Кузнецова И. И., Опыт определения рыбопродуктивности водоемов дельты по урожаю молоди, диссертация, 1940.—7. Монастырский Г. Н., Запасы воблы Северного Каспия и методы их оценки, Тр. ВНИРО, т. XI, 1940.—8. Никольский Г. В., О биологических обоснованиях контингента вылова и путях управления численностью стада рыб, Зоол. журн., вып. 1, 1950.—9. Никольский Г. В. и Морозова П. Н., О факторах, определяющих величину поголовья стад промысловых рыб Аральского моря, Зоол. журн., № 4, 1946.—10. Саенкова А. К., О пищевой конкуренции воблы и леща, Доклады ВНИРО, № 8, 1947.—11. Спасский Н. Н., Состояние и изменение бентоса Северного Каспия в годы с 1940 по 1945, Зоол. журн., № 3, 1948.—12. Шорыгин А. С., Изменения в количестве и составе бентоса Северного Каспия в годы с 1935 по 1940 г., Зоол. журн., № 3, 1945.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ДИВЕРГЕНЦИЯ ТЮЛЬКИ [CLUPEONELLA DELICATULA DELICATULA (NORDM.)] БАССЕЙНА ДНЕСТРА И ЕЕ ПРИЧИНЫ

В. И. ВЛАДИМИРОВ

Институт гидробиологии АН УССР

С победой мичуринского учения изучение формообразования у животных, в том числе, конечно, и у рыб, обещает быть особенно плодотворным. Этот раздел в ихтиологии до сих пор остается мало разработанным, несмотря на то, что вопросы формообразования у рыб рассматривались очень многими авторами. Особенно ощущается недостаток в исследованиях, выясняющих значение условий питания и роста для формообразования у рыб. В этом отношении имеются только самые общие представления [7, 8, 9]. В последнее время появились работы В. В. Васнецова и его сотрудников [2], в которых исследуются особенности строения некоторых видов рыб в связи с их питанием. Однако авторы ограничиваются главным образом изучением строения рыб и их питания на различных стадиях онтогенеза, вопросы же эволюции этих видов рыб под влиянием условий питания остаются в стороне.

Тюлька северо-западного побережья Черного моря является полупроходной рыбой. Из участков моря, прилегающих к Днестровскому лиману, тюлька для размножения идет в вершину этого лимана, часть ее идет на нерест в р. Днестр, поднимаясь до Тирасполя и выше. Из Днестра через рукав Турунчук и протоки она может, повидимому, заходить и в Кучурганский лиман, однако в последнем стадо тюльки имеется круглый год. Уже одно это различие в местах размножения заставило нас предположить, что мы имеем дело с обособленными стадами тюльки. В соответствии с этим наши пробы для биометрического исследования представляют три стада тюльки: Днестровского лимана, р. Днестра и Кучурганского лимана.

Для того чтобы каждая проба состояла из однородного материала, мы брали только половозрелых тюлек и непосредственно на местах их размножения. Проба, характеризующая стадо Днестровского лимана, была взята в вершине Днестровского лимана на полпути между с. Красной косой и устьем Нижнего Турунчука (распорный невод, 31 мая 1947 г.); проба, представляющая стадо р. Днестра,— в низовьях р. Днестра, в 0,5 км выше оз. Белого (скарлион, 10 июня 1947 г.); проба из кучурганского стада — в Кучурганском лимане (распорный невод, 15 июня 1947 г.).

Результаты наших биометрических исследований сведены в табл. 1—3, там же указано число исследованных экземпляров, половой состав и размеры. Прежде чем производить сравнительное изучение морфологических признаков тюлек различных стад, мы исследовали половой диморфизм (табл. 4) и изменения пропорций тела тюльки в зависимости от ее размеров. При этом оказалось, что изменения в пропорциях тела у тюльки Днестровского лимана заканчиваются в основном уже в конце первого года жизни, когда тюлька достигает средней длины около 50 мм (тюлька становится половозрелой в возрасте одного года).

Вся исследованная тюлька, несомненно, относится к одному виду. Однако также несомненно, что по морфологическим признакам (а ниже мы увидим, что и по биологическим) она не является монолитной, а представлена несколькими формами. Отличия между формами имеют определенную направленность: величина определяющих признаков у тюльки Днестра меньше, чем у тюльки Днестровского лимана, а у кучурганской тюльки меньше, чем у тюльки Днестра (исключение составляют наибольшая высота тела и ширина его, но это имеет свое особое объяснение). В подтверждение сказанного мы приводим графическое изо-

Таблица 1

Пластические признаки трех форм тюльки

Индексы	Днестровский лиман, $n=84$ (♂♂—57, ♀♀—27)		р. Днестр, $n=50$ (♂♂—20, ♀♀—30)		Кучурганский лиман $n=53$ (♂♂—25, ♀♀—28)	
	$M \pm m$	колебания	$M \pm m$	колебания	$M \pm m$	колебания
Длина тела по Смитту в мм	59,8	49,0—85,0	57,4	52,0—63,0	61,2	53,0—72,0
В % длины тела:						
Антедорсальное расстояние	45,93±0,13	43,3—48,2	45,53±0,14	43,2—47,7	45,68±0,14	43,5—47,6
Антеанальное расстояние	68,97±0,12	67,0—71,3	69,19±0,13	67,0—71,4	69,38±0,15	66,7—72,0
Наибольшая высота	24,01±0,13	21,7—27,9	22,35±0,13	21,0—25,0	24,40±0,14	22,6—26,9
Наименьшая высота	8,66±0,04	8,0—9,4	8,63±0,05	7,8—9,3	8,62±0,06	7,9—9,4
Высота D	16,26±0,11	13,6—18,2	16,11±0,09	14,8—18,0	14,89±0,13	12,9—17,0
Длина основания D	12,04±0,09	10,8—14,6	12,11±0,10	10,7—13,4	11,85±0,09	10,7—13,8
Длина P	18,51±0,09	16,4—20,4	18,37±0,09	17,4—19,5	17,35±0,09	16,2—19,3
Длина V	12,33±0,08	10,6—14,1	12,35±0,09	11,1—13,5	11,62±0,08	10,2—13,0
Длина основания A	16,61±0,11	14,1—18,8	16,27±0,13	14,5—18,1	16,35±0,11	14,3—17,7
Высота A	7,93±0,06	6,2—8,9	7,61±9,06	6,8—8,7	7,27±0,07	6,3—8,1
Длина нижней лопасти C	21,18±0,12	19.1—23,6	20,69±0,13	18,9—22,7	19,25±0,12	17,3—21,0
Длина головы	24,46±0,09	22,7—26,4	24,05±0,09	22,5—25,1	23,06±0,10	21,9—24,3
Длина верхней челюсти	10,25±0,05	8,6—11,3	9,94±0,05	9,3—10,6	9,36±0,05	8,2—10,3
Длина нижней челюсти	13,07±0,05	12,2—14,1	12,73±0,06	11,9—13,5	12,21±0,06	11,3—13,3
Длина рыла	6,50±0,04	5,7—7,1	6,38±0,04	5,5—6,9	6,05±0,05	5,2—6,8
Диаметр глаза	7,65±0,04	6,8—8,5	7,22±0,04	6,6—7,9	6,80±0,05	6,2—7,6
Заглазничное расстояние	9,82±0,05	8,9—11,4	9,73±0,05	8,6—10,7	9,44±0,05	8,3—10,2
Высота головы	19,21±0,10	16,7—21,5	18,69±0,09	17,7—20,2	18,77±0,08	17,6—20,0
Межглазничное расстояние	4,80±0,03	4,3—5,4	4,91±0,04	4,5—5,5	4,70±0,04	4,3—5,5
Длина черепа	17,53±0,07	16,5—19,7	17,13±0,10	15,6—18,3	16,50±0,08	15,2—17,9
Ширина тела	8,59±0,05	7,7—9,8	8,56±0,05	7,8—9,5	9,81±0,11	8,4—12,6
Высота спинной части тела *	—	—	8,21±0,06	7,4—9,4	8,83±0,07	8,1—10,2
В % длины головы:						
Длина верхней челюсти**	42,01±0,21	35,5—48,6	41,29±0,18	38,4—43,7	40,77±0,24	36,0—46,2
Длина нижней челюсти	53,60±0,22	49,7—58,2	52,69±0,18	50,3—55,6	53,0±0,21	50,7—56,6
Длина рыла	26,62±0,15	23,3—29,7	26,25±0,15	24.1—28,4	26,11±0,20	23,2—29,4
Диаметр глаза	31,52±0,12	28,6—33,6	29,93±0,13	28,1—31,6	29,53±8,15	27,1—31,6
Заглазничное расстояние	40,31±0,18	36,3—44,7	40,03±0,18	37,0—44,0	41,15±0,17	39,0—44,5
Высота головы	78,59±0,42	68,0—85,8	77,61±0,30	72,5—82,0	81,63±0,51	73,9—89,6
Межглазничное расстояние	19,71±0,12	17,2—22,1	20,41±0,13	18,0—22,2	20,40±0,13	18,5—22,7
Длина черепа	71,73±0,27	65,7—78,3	70,95±0,22	66,7—73,7	71,60±0,27	67,5—76,3

* Измерялась от нижнего края позвоночника до края спины перед плавником.
** Длина верхнечелюстной кости.

Таблица 2

Счетные признаки трех форм тюльки

Признаки	Днестровский лиман, $n = 84$		р. Днестр, $n = 50$		Кучурганский лиман, $n = 53$	
	$M \pm m$	колебания	$M \pm m$	колебания	$M \pm m$	колебания
Число ветвистых лучей в *D* . . .	11,94±0,07	10—14	11,78±0,09	10—13	11,57±0,08	11—13
Число неветвистых лучей в *D* . . .	3,86	3—5	3,92±0,05	3—5	4,10±0,06	3—5
Число ветвистых лучей в *P* . . .	13,10±0,08	12—15	13,04±0,10	11—14	12,85±0,09	11—14
Число ветвистых лучей в *V* . . .	6,92±0,04	6—8	6,96±0,04	6—8	6,96±0,03	6—7
Число ветвистых лучей в *A* . . .	16,01±0,13	14—18	16,12±0,18	13—20	15,92±0,13	13—18
Число неветвистых лучей в *A* . . .	3,12	2—4	3,16±0,05	2—4	3,08±0,06	2—4
Число брюшных шипов до *V* . .	17,82±0,08	16—19	17,68±0,11	16—20	17,85±0,11	17—19
Число брюшных шипов после *V*	9,25±0,08	7—11	9,36±0,09	8—10	9,45±0,08	8—10
Число поперечных рядов чешуй .	42,07±0,10	39—44	42,42±0,11	41—44	42,62±0,14	40—45
Число продольных рядов чешуй .	9,77±0,06	$8^1/_2$—$11^1/_2$	9,76±0,07	$9^1/_2$—$11^1/_2$	9,70±0,07	$9^1/_2$—$11^1/_2$
Число жаберных тычинок	50,61±0,20	47—55	50,22±0,26	46—54	48,11±0,28	42—52
Число пилорических придатков	9,20±0,13	6—12	9,28±0,16	7—13	8,54±0,14	7—11
Число позвонков	42,04±0,07	40—43	41,98±0,09	40—43	41,87±0,09	40—43

бражение вариационных рядов признаков, так как одни средние показатели признаков и их колебания, помещенные в таблицах, еще не раскрывают сути дела (см. рисунок). Графики показывают, во-первых, что, хотя вариационные ряды каждого признака у разных форм тюльки и заходят друг за друга, но совершенно ясно, что ряды признаков тюльки из Днестровского лимана всегда занимают крайнее правое положение, а ряды признаков кучурганской тюльки — всегда крайнее левое положение; ряды признаков тюльки из Днестра промежуточны, хотя и в разной степени. Во-вторых, графики показывают, что ряды признаков тюльки Днестра более сходны с рядами тюльки Днестровского лимана, чем с рядами кучурганской тюльки. Обычно они охватываются рядами тюльки Днестровского лимана и отличаются от последних только определенным распределением вариантов.

В табл. 3 приведены показатели различия между формами тюльки, высчитанные по формуле отношения разности средних к их ошибкам.

Кучурганская тюлька отличается от обеих других форм относительно малыми размерами всех плавников, показатель различия по которым между нею и тюлькой Днестровского лимана доходит до 11,3 (хвостовой плавник). Кучурганская тюлька отличается также относительно малыми размерами головы и отдельных частей последней; особенно велика разница в относительной величине глаз: показатель различия между нею и тюлькой Днестровского лимана равен 13,3, а между нею и тюлькой Днестра — 6,5.

Значительно отличается кучурганская тюлька от тюльки Днестровского лимана и по одному из важных счетных признаков — числу жабер-

Таблица 3

Показатели различия между тюльками (по формуле отношения разницы средних к их ошибкам)

Признаки	Из Днестровского и Кучурганского лиманов	Из Днестровского лимана и Днестра	Из Днестра и Кучурганского лимана
В % длины тела:			
Высота *D*	8,0	1,1	8,0
Длина *P*	9,1	1,1	8,0
Длина *V*	6,2	0	6,1
Высота *A*	7,2	3,7	3,7
Длина нижней лопасти *C*	11,3	2,2	8,1
Длина головы	10,4	3,2	7,3
Длина верхней челюсти	12,5	4,4	8,2
Длина нижней челюсти	11,0	4,3	6,1
Длина рыла	7,0	2,1	5,1
Диаметр глаза	13,3	7,5	6,5
Заглазничное расстояние	5,3	1,2	4,1
Высота головы	3,4	3,8	0,7
Длина черепа	9,6	3,2	5,0
Ширина тела	10,1	0,7	10,3
Высота спины	?	?	7,0
Наибольшая высота тела	2,0	9,2	10,8
В % длины головы:			
Длина верхней челюсти	3,8	2,6	1,7
Длина нижней челюсти	1,8	3,2	1,1
Диаметр глаза	10,3	9,0	2,0
Заглазничное расстояние	3,4	1,1	4,5
Высота головы	4,6	1,9	6,8
Межглазничное расстояние	4,0	4,0	0
Число жаберных тычинок	7,3	1,2	5,5
Число пилорических придатков	3,4	0,4	3,5

Таблица 4

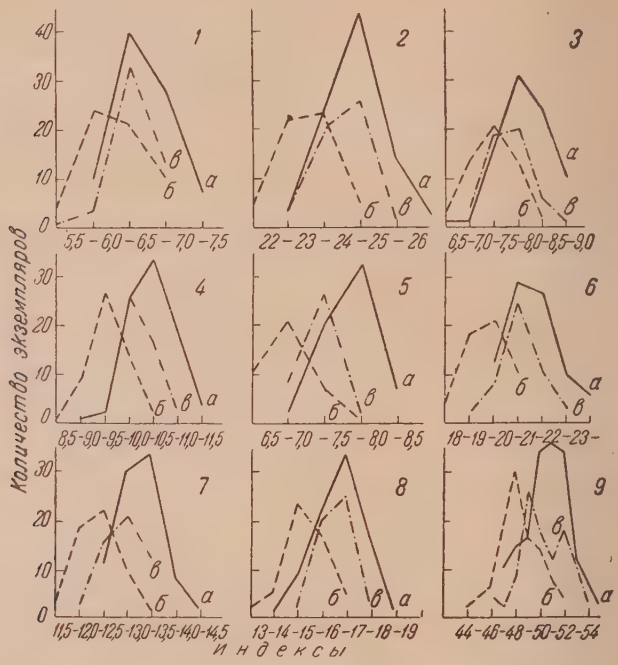
Половой диморфизм у тюлек из Днестровского лимана (M±m)

Признаки	Самцы, $n=57$	Самки, $n=27$	*M. diff.*
Длина тела по Смитту в мм	59,8	59,6	
В % длины тела:			
Наибольшая высота	23,48±0,12	25,15±0,19	7,3
Высота *D*	16,48±0,10	15,81±0,23	2,7
Длина *P*	18,76±0,09	17,95±0,15	4,5
Длина *V*	12,46±0,10	12,03±0,12	2,7
Высота *A*	8,05±0,06	8,70±0,11	2,7
Длина нижней лопасти *C*	21,39±0,14	20,73±0,20	2,7
Длина головы	24,66±0,09	24,03±0,14	3,7
Диаметр глаза	7,76±0,04	7,41±0,07	4,4
Длина черепа	17,66±0,09	17,25±0,13	2,5
Ширина тела	8,46±0,06	8,87±0,09	3,7

ных тычинок, которых у нее меньше: показатель различия равен 7,3 (см. рисунок).

Противоположное направление изменчивости имеют признаки: ширина тела, высота спины и наибольшая высота тела. Относительная ширина

тела у кучурганской тюльки больше, нежели у тюльки из Днестровского лимана и Днестра: показатель различия соответственно равен 10,1 и 10,3. Относительная высота спины у нее также больше, чем у тюльки Днестра (и наверное больше, чем у тюльки Днестровского лимана, но данных



Вариационные кривые основных признаков трех форм тюльки

1 — длина рыла, *2* — длина головы, *3* — высота *A*, *4* — длина верхней челюсти, *5* — диаметр глаза, *6* — длина нижней лопасти *C*, *7* — длина нижней челюсти, *8* — высота *D*, *9* — число жаберных тычинок. *а* — тюлька Днестровского лимана, *б*—тюлька Кучурганского лимана; *в* — тюлька р. Днестра

нет). Наибольшая высота тела у кучурганской тюльки относительно больше, чем у тюльки Днестра, и такая же, как у тюльки Днестровского лимана.

Существенное отличие тюльки Днестра от обеих других форм заключается, пожалуй, только в том, что относительная наибольшая высота ее тела значительно меньше (показатель различия 9,2 и 10,8); остальные же признаки являются промежуточными, но в основном более сходны с признаками тюльки Днестровского лимана, чем Кучурганского.

Таким образом тюлька бассейна р. Днестра в настоящее время представлена тремя формами, из которых две крайние — тюлька Днестровского лимана и тюлька Кучурганского лимана,— настолько обособлены друг от друга, что формально заслуживают систематического, номенклатурного разделения. Но задача наша состоит не в этом. Мы должны выяснить, под влиянием каких конкретных условий существования произошло образование этих форм.

Рассмотрим вопрос о влиянии питания и роста на формообразование у рыб.

Этот вопрос в ихтиологической литературе совершенно не разрабатывался. Имеется только работа Хайла (Hile [6]), который установил, что некоторые пропорции тела одного из видов сигов в какой-то мере зависят от скорости роста. Занимаясь изучением систематики сига Leucichthys artedi, Хайл, в частности, делает следующее

заключение: популяции с более быстрым темпом роста имеют более короткие голову, верхнюю челюсть, парные плавники и спинной плавник, более широкое (толстое) тело и меньший диаметр глаза. Те же признаки, за исключением ширины тела, показали такую же зависимость от скорости роста у отдельных экземпляров.

Поскольку темп роста рыб в той или иной мере зависит от условий питания, мы можем увязать эти пропорции с условиями питания.

В работах Скуфьина [3, 4] по изучению непропорциональности роста частей тела карпа указывается, что при остановке роста мальков в длину рост отдельных частей не прекращается и благодаря этому происходит глубокое изменение пропорций; при усиленном росте рыбы части с положительной непропорциональностью уходят в росте вперед, части с отрицательной непропорциональностью отстают. В результате недокорма рыбы соотношения в росте частей получаются обратные. В общем же Скуфьин указывает, что при повышенных темпах роста рыба, при меньшей величине, имеет пропорции более крупных особей и, наоборот,— при пониженных темпах роста рыба при большей величине имеет пропорции мальков (инфантилизм).

Данные Скуфьина совпадают с законом недоразвитости Чирвинского, существующим в практике животноводства, по которому следует (цитирую по Скуфьину), что органы с меньшей скоростью роста при недокорме страдают меньше, чем органы с быстрым приростом, ввиду чего образуются так называемые инфантилы, т. е. взрослые индивиды с детскими пропорциями.

Интересны для нас также и некоторые примеры из практики животноводства, приведенные в работе Хэммонда и др. [5]. Авторы указывают, что ягнята, выращенные при обильном кормлении, достигли определенного веса значительно быстрее ягнят, выращенных при скудном кормлении, и имели компактную тушку с короткими мелкими костями, хорошо покрытыми мышцами и жиром; вторые ягнята имели длинные кости с тощим мышечным покровом. У поросят, выращенных при скудном кормлении, развитие поясничной части подавлялось значительно сильнее, чем развитие головы, шеи и передней части тела.

Как видно, в изменениях пропорций тела под влиянием условий питания у рыб и млекопитающих имеются общие закономерности.

В каких же условиях питания находятся различные формы тюльки бассейна Днестра? В качестве критерия условий питания мы имеем данные по скорости линейного и весового роста тюльки, а также по упитанности (коэффициент Кларка). Понятно, что скорость роста, особенно линейную, мы не можем связывать только с условиями питания. Подробные сведения по этим биологическим показателям будут даны в другой работе о тюльке, здесь же мы приводим их в обобщенном виде (табл. 5).

Линейный рост тюлек Днестра и Кучурганского лимана одинаков и на первом и на втором году жизни (среди тюлек встречаются и трехгодовики, но у нас их количество было недостаточным для сравнения). На первом году он превышает линейный рост тюльки Днестровского лимана, но на втором году, наоборот, отстает, и размеры двухгодовиков обеих этих форм оказываются меньше, чем двухгодовиков тюльки Днестровского лимана. Весовой рост дает уже другую картину — он не у всех форм тюльки соответствует их линейному росту.

У годовиков кучурганской тюльки как линейный, так и весовой рост больше, чем у годовиков тюльки Днестровского лимана, и при меньшем линейном росте двухгодовики имеют и несколько меньший весовой рост. Но у тюльки Днестра годовики, имея больший линейный рост, чем годовики тюльки Днестровского лимана, в весовом отношении выросли меньше, чем обе другие формы. Особенно отстает в весовом росте тюлька Днестра на втором году жизни. Низкие показатели весового роста этой формы тюльки объясняются влиянием двух причин: малой развитостью половых продуктов и малой упитанностью. В Днестре и Кучурганском лимане тюлька была собрана после нереста, поэтому половые продукты у них были полностью или частично выметаны. В Днестровском лимане тюлька собиралась перед нерестом и в момент нереста и потому половые продукты у нее были в развитом состоянии. Это не могло не сказаться на весе тюлек.

Если по сравнению с упитанностью тюльки Днестровского лимана упитанность тюльки Днестра была и не ниже, то половые продукты у нее были менее развиты и потому, несмотря на превышение в линейном росте, вес годовиков оказался несколько ниже, чем годовиков тюльки

Таблица 5

Средний рост и средняя упитанность различных форм тюльки (весна 1947 г.)

Формы тюльки	Годовики			Двухгодовики			Колебания средней упитанности в пробах по Кларку	
	средн. длина в мм	средн. вес в г	число рыб	средн. длина в мм	средн. вес в г	число рыб	упитанность	число рыб
Днестровского лимана .	54,7	1,51	426	66,9	2,72	138	0,72—0,79	557
Реки Днестра	57,3	1,46	66	62,9	1,89	16	0,76—0,78	83
Кучурганского лимана	57,2	1,75	47	63,3	2,36	56	0,90—0,91	105

Днестровского лимана. Что же касается двухгодовиков, то их сильное отставание в весе объясняется, кроме того, и малым линейным ростом. От кучурганской тюльки днестровская тюлька по степени развития половых продуктов не отличается, но зато сильно отличается малой упитанностью, чем и объясняется ее отставание в весовом росте от кучурганской тюльки.

Таким образом, рассматривая табл. 5, мы видим, что кучурганская тюлька отличается от обеих других форм сильной упитанностью, а от тюльки Днестровского лимана отличается, кроме того, и тем, что на первом году растет быстрее. Тюлька Днестра по своей упитанности одинакова с тюлькой Днестровского лимана, но отличается от нее более быстрым линейным ростом на первом году жизни.

Обобщая вышесказанное, мы видим, что тюлька Днестра, отличаясь от тюльки Днестровского лимана более быстрым темпом роста на первом году жизни, отличается вместе с тем и относительно малыми размерами головы, челюстей, глаза и некоторых плавников. Отличия кучурганской тюльки от тюльки Днестровского лимана в пропорциях тела направлены в ту же сторону, что и отличия тюльки Днестра, но они выражены гораздо отчетливее и распространены на большее число признаков. Это объясняется тем, что кучурганская тюлька не только растет быстрее (на первом году), чем тюлька Днестровского лимана, но и упитанность ее значительно больше. Усиление роста рыбы в высоту и ширину, обуславливающее увеличение коэффициента упитанности, усиливает также эффект влияния увеличенной скорости линейного роста на пропорции тела. В результате кучурганская тюлька существенно отличается относительно малыми размерами головы и ее частей, а также всех плавников. Кроме того, она отличается относительно большей шириной тела и относительно более высокой спиной, что также связано с большей ее упитанностью; она имеет меньшее количество жаберных тычинок, что, возможно, найдет свое объяснение в условиях ее развития.

Выше указывалось, что тюлька Днестра по сравнению с тюлькой Днестровского лимана отличается низким телом. Если не полностью, то во всяком случае частично это объясняется сравнительно слабой развитостью половых продуктов тюльки Днестра в момент сборов. Кучурганская тюлька тоже имела слаборазвитые половые продукты, но благодаря своей большой упитанности она не уступала в высоте тела тюльке Днестровского лимана, собранной в период сильного развития гонад.

Наши выводы находятся в полном соответствии с приведенными выше литературными данными о зависимости пропорций тела от условий существования; поэтому мы с большой уверенностью можем утверждать, что образование трех форм тюльки бассейна Днестра, отличаю-

щихся друг от друга главным образом пропорциями тела, объясняется влиянием различных условий питания и роста.

Выводы

1. В бассейне Днестра нами обнаружены три формы тюльки: Днестровского лимана, р. Днестра и Кучурганского лимана. Они отличаются друг от друга рядом морфологических и биологических признаков. Мы не считаем целесообразным придавать этим формам какое-либо таксономическое значение и называем их просто популяциями.

2. Популяции Днестровского лимана и р. Днестра нагуливаются в море, а для размножения поднимаются соответственно в вершину Днестровского лимана и в р. Днестр. Популяция Кучурганского лимана живет постоянно в этом лимане, являясь в какой-то мере изолированной от обеих других популяций.

3. Образование трех популяций тюльки бассейна Днестра произошло под влиянием местных условий питания и роста.

Литература

1. Презент И. И., Советский творческий дарвинизм, Агробиология, № 6, 1947.— 2. Сборник «Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития», АН СССР, 1948.—3. Скуфьин К. В., Изучение роста гистосистем и органов зеркального карпа в связи с возрастом и величиной тела. Тр. Воронежск. гос. ун-та, т. IX, вып. 2, 1937.— 4. Скуфьин К. В., К вопросу о дифференциальном росте зеркального карпа, Бюлл. Воронежск. об-ва естествоиспыт. при ун-те, т. III, вып. 1, 1939.— 5. Хэмонд и др., Разведение животных в связи с окружающими условиями, перев. с англ., Агробиология, № 4, 1947.— 6. Hile, Morphometry of the cisco, Leucichthys artedi, in the lakes of the Northeastern Highlands, Wisconsin. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 36, Hft. 1-2, 1937.— 7. Hubbs C., Racial and individual variation in animals, especially fishes, Amer. Nat., vol. LXVIII, M.— A., 1934.— 8. Hubbs C., Speciation of fishes, Amer. Nat., vol. LXXIV, No. 752, 1940.—9. Wortington E. B., Geographical differentiation in fresh water with special reference to fish, The new systematics, 1945.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ПИТАНИИ МАЛЬКОВ КЕТЫ (ONCORHYNCHUS KETA INF. AUTUMNALIS BERG) В БАССЕЙНЕ Р. АМУРА

А. С. КОНСТАНТИНОВ

Саратовское отделение ВНИРО

Несмотря на огромное промысловое значение кеты, занимающей второе место в уловах лососевых Дальнего Востока, биология молоди этой рыбы остается еще крайне недостаточно изученной. В частности, весьма скудны сведения о питании мальков кеты в речной период жизни.

Правда, период этот невелик (несколько месяцев), но, безусловно, он является чрезвычайно важным моментом в жизни рыбы (переход к активному питанию). По мнению Кузнецова [2], условиями питания, наряду с другими факторами, определяется и время скатывания мальков после выхода их из гнезда.

Солдатов [4] указывает, что молодь кеты в Амуре питается главным образом личинками поденок, комаров (Culex, Chironomidae) и, в меньшей степени, личинками ручейников. Крогиус, Лагунов, Семко и Шишов [1] указывают, что в речной период жизни мальки кеты питаются личинками насекомых.

Основным материалом для настоящей работы послужили сборы, произведенные С. Г. Соиным (Амурская экспедиция НИИЗ МГУ — ТИНРО) весной 1946 г. в устье ручья, впадающего в проток Сий близ поселка Нанайская болонь. Кроме того, использованы сборы З. В. Мирошниченко[1] (ТИНРО) в озере Тепловское (весна 1947 г.).

Материал из ручья близ Нанайской Болони (Болонский ручей) собран в три срока: 26 мая, и 1 и 10 июня 1946 г. Из этих сборов исследованы на питание 28 мальков длиной (l по Смитту) от 27,5 до 47,5 мм. Соответственный вес 0,17—0,685 г. Возраст исследованных мальков, по данным С. Г. Соина [3], составляет 130—150 дней (с момента выхода личинок из оболочек).

Болонский ручей, в котором происходил лов мальков (с помощью сачка), вытекает из тайги, дно имеет каменистое, заиленное в устье, вода прозрачная, холодная (14—17°), глубина колеблется в зависимости от поступления дождевой воды, составляя в среднем в 200—300 м от устья ручья всего 5—10 см. Ручей имеет богатую фауну (Chironomidae, Ephemeroptera, Plecoptera, Gammaridae и др.), развивающуюся на обростах камней и на полузатопленной прибрежной растительности.

В табл. 1 приведены данные, полученные при изучении питания мальков кеты, пойманных в устье Болонского ручья. Значение различных организмов в пище оценивается по частоте встречаемости и по числу экземпляров, приходящихся в среднем на один пищеварительный тракт. Кроме того, для всех найденных пищевых организмов вычислено процентное соотношение в пище. При установлении процентного значения того или иного организма сначала устанавливалось его процентное значение в пище каждого исследованного малька и из полученных цифр вычислялось среднее арифметическое.

---

[1] Пользуюсь случаем выразить ей здесь свою благодарность за любезное предоставление материала.

Таблица 1

Состав пищи молоди кеты, пойманной весной 1946 г. в Болонском ручье

Встреченные формы	Частота встречаемости	Значение в пище (в % от всего числа экз.)	Средн. число экз. в одном пищев. тракте
Cricotopus gr. silvestris (larvae)	60	18,0	2,6
Cricotopus gr. silvestris (puppae)	10	5,2	0,3
Orthocladius gr. saxicola (l.)	55	12,4	3,25
Glyptotendipes sp. (l.)	45	9,0	1,25
Glyptotendipes sp. (p.)	10	9,7	2,5
Cricotopus gr. algarum (l.)	20	5,2	0,7
Corynoneura sp. (l.)	20	5,5	1,1
Corynoneura sp. (p.)	10	0,8	0,25
Tanytarsus cf. equidens (l.)	15	1,8	0,2
Eukiefferiella sp. (l.)	10	1,2	0,1
Cricotopus biformis (l.)	10	0,8	0,1
Orthocladius gr. bathophilus (l.)	5	1,0	0,2
Polypedilum gr. convictum (l.)	20	2,8	0,3
Limnochironomus gr. tritomus (l.)	5	1,5	0,15
Endochironomus gr. tendens (l.)	10	0,5	0,1
Cryptochironomus gr. pararostratus (l.)	15	2,5	0,2
Cryptochironomus zabolotzkii (l.)	5	0,8	0,25
Ablabesmyia sp. (l.)	5	0,1	0,05
Psectrocladius gr. psilopterus (l.)	5	0,1	0,05
Procladius sp. (l.)	5	0,2	0,05
Chironomini g? macrophthalma (l.)	5	0,2	0,05
Tanytarsus gr. mancus (l.)	5	0,2	0,05
Orthocladiinae indet (l.)	10	2,0	0,2
Orthocladiinae indet (p.)	10	3,0	0,2
Chironomidae indet (p.)	20	6,5	0,7
Ephemerella sp.	5	0,2	0,05
Gammaridae	5	1,2	0,25
Heleidae	10	0,3	0,1
Cyclops	15	1,2	0,2
Diptera (l.)	5	0,2	0,05
Эфиппиумы дафний	5	0,2	0,1
Статобласты мшанок	5	0,2	0,1
Наземные насекомые	10	0,4	0,1

Из табл. 1 видно, что основным объектом питания мальков кеты в Болонском ручье являются личинки и куколки хирономид. Частота их встречаемости 100%, относительное значение в пище по числу экземпляров 96,1% (по весу еще больше: по нашим вычислениям — 98,2%).

Из хирономид наибольшее значение в пище имеют личинки Cricotopus gr. silvestris, Orthocladius gr. saxicola и Glyptotendipes sp. Эти три формы, равно как и подавляющее большинство остальных, являются типичными компонентами фауны зарослей и обростов камней. Следовательно, мальки кеты питаются в Болонском ручье среди залитой прибрежной растительности, а также за счет фауны обростов камней.

Значительную роль в питании мальков кеты играют куколки хирономид, причем в подавляющем большинстве это зрелые куколки, содержащие в себе почти сформированных комаров. Такие зрелые куколки держатся у поверхности воды или, в момент поднятия, в толще ее. Следовательно, мальки кеты берут куколок, в основном, с поверхности воды и в толще ее.

С. Г. Соин [3] полагает, что мальки кеты скатываются из горных речек, впадающих в озеро Болонь, и отсюда через проток Сий дальше в Амур, заходя в устье Болонского ручья для кормежки. Наши данные

подтверждают такое предположение. Так, например, в пище мальков из Болонского ручья, встречены личинки Cryptochironomus zabolotzkii — формы, для фауны Болонского ручья не отмеченной, хотя здесь и велись регулярные сезонные наблюдения. По литературным и нашим данным, личинки Cryptochironomus zabolotzkii — типичные псаммореофилы и, следовательно, могли быть найдены мальками в нижнем течении горных речек. При кратком единовременном обследовании одной из таких речек (Симилюр) нами были встречены личинки Cryptochironomus demeijerei — формы, экологически очень близкой Cryptochironomus zabolotzkii. Следовательно, нахождение в пище мальков из Болонского ручья личинок Cryptochironomus zabolotzkii. говорит о том, что мальки пришли сюда из горных речек.

Среди мальков, пойманных в устье ручья, не было ни одного с пустым желудком; следовательно, заплывая в ручей, мальки кеты здесь интенсивно питаются.

Мелкие планктонные организмы (Cyclops, Daphnia) в пище мальков кеты длиной более 30 мм не встречены. Наоборот, питание крупными куколками р. Glyptotendipes отмечено главным образом для более крупных мальков (40—47,5 мм).

В табл. 2 приводятся данные, полученные при анализе питания мальков кеты, пойманных в озере Тепловское весной 1947 г. Размер мальков (*l* по Смитту) 27—33 мм.

Таблица 2

Состав пищи молоди кеты, пойманной весной 1947 г. в озере Тепловское

Встреченные формы	Частота встречаемости	Значение в пище (в % от всего числа экз.)	Средн. число экз. в одном пищев. тракте
Micropsectra gr. praecox (larvae) . .	90	71	91
Syndiamesa gr. nivosa (l.)	95	23,9	5,2
Microtendipes gr. albimanus (l.) . . .	10	0,1	0,1
Tanytarsus gr. gregarius (l.)	10	1	0,2
Orthocladiinae indet (l.)	10	0,5	0,1
Orthocladiinae indet (puppae)	40	2	1,1
Chironomidae (imagines)	20	1,5	0,5

Из табл. 2 видно, что личинки и куколки хирономид являются единственной пищей мальков кеты, пойманных в озере Тепловское, причем главную роль играют зарослевые личинки Micropsectra gr. praecox. К сожалению, отсутствие гидробиологических обследований не дает возможности установить место питания мальков.

Подобно малькам из устья Болонского ручья, среди мальков, собранных в озере Тепловское, не встречено ни одного экземпляра с пустым пищеварительным трактом. Таким образом, материал, собранный в озере Тепловское и в устье Болонского ручья, говорит о том, что в речной период жизни молодь кеты интенсивно питается. Основной пищей мальков являются личинки хирономид, населяющие растительность, и следовательно, скатываясь, молодь кеты должна заходить в устья ручьев и речек, впадающих в Амур, поскольку в самом Амуре и его протоках, в силу специфического гидрологического режима, водная растительность почти нацело отсутствует.

Почти исключительное питание молоди кеты хирономидами позволяет думать, что личинки хирономид могут с успехом применяться в качестве корма при искусственном выращивании молоди кеты. Учитывая, что

личинки хирономид представляют собой первоклассный корм при выращивании целого ряда других рыб, в частности осетровых, и что размах рыбоводства в нашей стране все увеличивается, мы считаем своевременной постановку вопроса о необходимости работ, направленных на овладение технологией массового разведения личинок хирономид.

Литература

1. Крогиус Ф. В., Лагунов И. И., Семко Р. С., Шишов Б. П., Лососи Камчатки, 1947.—2. Кузнецов И. И., Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей, Изв. Тихоокеанской науч.-промысл. станции, т. II, вып. 3, 1928.—3. Соин С. Г., Влияние частиковых забоек на состояние запасов лососевых рыб Амура, Рыбное хозяйство, № 2, 1947 —4. Солдатов В. К., Исследование биологии лососевых Амура, 1912.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О СНЕТКЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Л. И. ВАСИЛЬЕВ

Биологическая станция Борок АН СССР им. почетного академика Н. А. Морозова

Заходы снетка из Белоозера в исток Шексны и сплывание его по Шексне до Волги включительно отмечены в ряде работ, касающихся ихтиофауны и рыболовства на Белоозере и в бассейне р. Волги [2, 7, 8, 10, 11]. Снеток — озерная рыба, попадая в Шексну и Волгу, в необычных для него речных условиях погибал, являясь лишь кратковременным, случайным компонентом в составе ихтиофауны этих рек. С сооружением в районе впадения рек Шексны и Мологи в Волгу Рыбинского водохранилища, огромного озерообразного водоема, создались условия, пригодные для существования снетка. Снеток в водохранилище акклиматизировался, и в 1949 г. вступил в промысел.

Сведения, полученные нами от рыбаков, говорят о появлении снетка в Волжском отроге водохранилища в 1943 г. Вероятно, он появился в первый же год по заполнении нового водоема, но при отсутствии развитого промысла, будучи немногочислен, в то время не был замечен.

В течение 1944—1945 гг. мы неоднократно получали сообщения о нахождении отдельных экземпляров снетка в неводных уловах. В этот же период стали поступать сведения о встречаемости снетка в нижнем бьефе водохранилища, и под шлюзами, и под гидростанцией.

В 1947 г. сведения о встречаемости снетка поступали из разных участков водохранилища; значительно чаще он попадался в Волжском отроге, в том числе и в наших собственных уловах семидесятиметровым неводом. Вполне понятно, что при исключительно прибрежном лове крупноячейными неводами снеток, как правило, встречался единичными особями.

По сообщению научного сотрудника биостанции Борок А. М. Леонтьева (1946—1947 гг.), снеток встречался и в районе Дарвиновского заповедника, в Молого-Шекснинском междуречье.

В 1948 г., между 1 и 15 мая, в Волжском отроге, в районе промысловой деятельности колхоза «Красный рыбак» (на Кочерипских тонях) снеток попадался неоднократно по нескольку килограммов за притонение, несмотря на крупноячейный невод, имевший в мотне ячею в 18 мм. Весь этот снеток был с текучей икрой и молоками.

13 мая 1949 г., в районе биостанции Борок Н. В. Кузнецовым была добыта щука, в желудке которой оказалось 137 снетков хорошей сохранности; зрелость половых продуктов этих снетков была в стадиях V, V—VI и VI. Нет сомнения, что щука охотилась среди стаи нерестовавшего снетка.

Зимой 1947/48 г. снеток довольно часто встречался в уловах колхоза «Большая Волга» в районе р. Сутки, в Волжском отроге. То же наблюдали рыбаки колхоза «Новая жизнь» в районе р. Ладки в течение зимы 1949/50 г.; здесь примесь снетка в уловах достигала нескольких килограммов за притонение. В марте-апреле 1950 г. желудки щуки и судака были до предела наполнены снетком.

Следовательно, к 1949 г. снеток широко распространился по всему водохранилищу, встречаясь в уловах почти на протяжении всего года. Уловы снетка даже в неприспособленные для его промысла крупноячейные прибрежные невода свидетельствовали о том, что он стал массовой рыбой в водохранилище и настало время промыслового освоения этого нового объекта, получившего возможность развития в условиях нового водоема.

Возрастание массы снетка в водохранилище подтверждалось и сносом его в огромных количествах в нижний бьеф.

В 1949 г. было обнаружено массовое скопление снетка под гидростанцией в заливе, расположенном в стороне от струй течения, выходящего из турбин. 7 сентября 1949 г. был проведен опытный облов этого залива неводом с ячеей в мотне в 15—16 мм; было сделано три притонения, причем каждое из них давало более 2 ц снетка с незначительной примесью молоди других видов. В 1949 г. был разрешен лов снетка с применением в орудиях лова соответствующей ячеи. К концу 1949 г. в заливе под гидростанцией было выловлено 187,8 т снетка.

К настоящему времени стало известно, что рыбинский снеток проник по Волге до Горьковской области, где в затонах даже ниже г. Горького начиная с 1949 г. встречается в неводных уловах. (Я. А. Ремез).

Таким путем в кратчайший срок будут заселены снетком Горьковское и другие строящиеся ниже водохранилища.

Вопрос о происхождении рыбинского снетка ясен. Из литературных источников [1, 3, 7, 8, 11] известно, что снеток довольно широко распространен в озерах бассейна Верхней Волги. Наиболее мощным по запасам снетка [6, 12] и в то же время близким к водохранилищу водоемом является Белоозеро, из которого вытекает Шексна. Как отмечено выше, ряд авторов указывал на заход снетка в Шексну и сплывание по ней вплоть до Волги; путь по Шексне с сооружением водохранилища значительно сократился из-за подпора ее водами нового водоема. Отсюда становится очевидным, что источником заселения Рыбинского водохранилища снетком (и некоторыми другими рыбами) должно было явиться Белоозеро, а единственный возможный путь для этого — р. Шексна. Перевозка в 1945 г., по сведениям работников Рыбинского треста, 10 000 штук белозерского снетка с целями акклиматизации едва ли сыграла какую-либо роль в заселении снетком водохранилища. Напомним, что появление снетка в Рыбинском водохранилище отмечалось в 1943 г., ранее попытки его интродукции в 1945 г.

Наши пробы снетка (100 экз.), по определению по отолитам, состояли из трех возрастных групп: 0+ (42%), 1+ (57%), 2+ (1%). Преобладание в наших пробах группы 1+, очевидно, является следствием отбирающей способности крупноячейных неводов, о чем упоминалось выше. Повидимому, в водохранилище, так же как и в других снетковых водоемах [3б, 13], при применении соответствующей ячеи в уловах будет преобладать нулевая группа, что и отмечается при исследовании снетков из желудков щуки и судака. Трехлетки, как известно, и в других снетковых водоемах встречаются единичными экземплярами.

В табл. 1 представлен вариационный ряд размеров рыбинского снетка, составленный по измеренным длинам до конца средних лучей *C*.

Таблица 1

Варианты в см	4 — 5	— 6	— 7	— 8	— 9	— 10	— 11	— 12	— 13	— 14	
Численность	4	15	22	2	7	19	17	11	2	1	100

Ряд явно распадается на две группы, соответствующие возрастам 0+ (годовики) и 1+ (двухгодовики); преобладающие размеры годовиков — от 5 до 7 см, двухгодовиков — от 9 до 11 см.

Вес снетков возрастной группы 0+ (годовиков) колеблется в пределах от 0,95 до 3,0 г, в среднем 1,5 г; возрастной группы 1+ (двухгодовиков) — от 4,1 до 15,3 г, в среднем 8,3 г; единственный трехгодовик (группа 2+) весил 15 г.

Половой состав рыбинского снетка очень близок к таковому снетка из неводных уловов Псковского водоема: в наших пробах самцы составляли 41,3%, самки 58,7%.

Для снетков других водоемов указывается [13], что рост их, как правило, заканчивается к 1 сентября. Наши материалы по рыбинскому снетку собраны либо в сентябре — октябре, либо в марте — мае и поэтому добытые нами снетки должны иметь размеры, близкие к законченному годовому росту. На этом основании мы везде возрастные группы 0+ приравниваем к годовикам, 1+ — к двухгодовикам; сравнение роста нашего снетка с ростом снетков озер Белого (по Дрягину) и Валдайского (по Чумаевской-Световидовой) делается на том же основании (табл. 2).

Таблица 2

Возрастные группы	Рыбинское водохранилище			Белое озеро			Валдайское озеро		
	размеры в см при измерении по Смитту								
	от	до	средние	от	до	средние	от	до	средние
Годовики	4,7	7,5	6,0	3,7	4,9	4,1	4,5	8,5	5,3
Двухгодовики	7,5	12,6	10,1	7,8	9,0	8,3	7,5	11,5	9,9

Сравнение показывает более высокий темп роста рыбинского снетка. Трехгодовик в нашем материале представлен единственным экземпляром; размер его 13 см.

Разрешенный в сентябре 1949 г. промысел снетка дал к концу года около 200 т. Дальнейшее развитие лова снетка зависит лишь от активности промышленности, ибо все говорит о том, что запасы его сейчас достаточны для развертывания специального снеткового промысла.

Колебания численности снетка — явление, характерное для многих снетковых водоемов,— могут иметь место и в Рыбинском водохранилище. Причиной колебания численности снетка ряд исследователей [5, 13, 14] считают необеспеченность условиями для нереста в том или ином году или на протяжении ряда лет. Положение с нерестом снетка в Рыбинском водохранилище может быть улучшено путем создания системы рыбоводно-мелиоративных мероприятий, среди которых основное место должны занять искусственные нерестилища.

Промысел сам по себе, как бы он ни был интенсивен, не сможет в ближайшие годы оказать влияние на состояние запасов снетка из-за ограниченности, по особым условиям водохранилища, акватории, доступной облову.

Выводы

Снеток, проникший из Белоозера в Рыбинское водохранилище, нашел в нем условия, пригодные для существования, распространился по всему водоему и размножился в количествах, достаточных для развертывания специально снеткового промысла. Вместе с тем в водохранилище снеток показал более высокий темп роста, чем в Белоозере и некоторых других снетковых водоемах.

С появлением снетка будут более полно использованы пищевые (планктон) возможности водохранилища. Ставший одним из основных компонентов в питании хищников (судак, щука), снеток тем самым, в известной мере, заменил других рыб (плотва, окунь, ерш и др.), что в конечном счете ведет к перестройке пищевых и других взаимоотношений во всем комплексе.

Литература

1. Александров К. П., Рыболовство в бассейне Волги выше Саратова, вып. I. Рыболовство в I смотрительском районе, Гл. упр. землед. и землеустр., Департамент земледелия, СПб., 1909.—2. Арнольд И. Н., Изв. Отд. прикл. ихтиологии и научно-промысл. исследований, т. III, вып. 1, 1925.—3а. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Изд. ВНИОРХ. т. I, 1932, т. II, 1933.—3б. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, изд. АН СССР, ч. 1, 1948; ч. 2 и 3, 1949.—4. Васильев Л. И., Материалы к формированию ихтиофауны Рыбинского водохранилища, Изменение видового состава ихтиофауны, Тр. Биостанции Борок АН СССР, т. I, 1950.—5. Дрягин П. А., Послевоенное состояние рыбных запасов в озере Ильмень, Рыбное хозяйство, № 2, 1947.—6. Дрягин П. А., О рыбных ресурсах Белого озера, Изв. ВНИОРХ, т. XVI, 1933.—7. Жданов Д. П., Заметки по рыболовству на озерах Северного края, Вестн. рыбопромышл., № 12, 1907.—8. Кесслер К. Ф., Об ихтиологической фауне реки Волги, Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., I, 1870.—9. Кирпичников В. С., Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Печоры, Тр. ВНИРО, т. II, 1935.—10. Кучин И. В., Зимний тагасный лов белозерского снетка и его экономическое значение, Вестн. рыбопромышл., № 1, 1905.—11. Кучин И. В., Исследование рыболовства на Белоозере, озере Чарандского, или Воже, и других озерах Белозерского и Кирилловского уездов Новгородской губернии, Вестн. рыбопромышл., №№ 6, 7, 8, 1902.—12. Кучин Л. А., Рыбное хозяйство, справочник «Череповецкий округ», изд. Череповец, ОКРОНО, 1929.—13. Петров В. В., Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоема, Изв. ВНИОРХ, т. XXVI, вып. 1, 1947.—14. Чумаевская-Световидова Е. В., Биология и развитие валдайского и псковско-чудского снетка, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 6, 1945.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

МАТЕРИАЛЫ ПО ПИТАНИЮ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ ДЕЛЬТЫ РЕКИ ИЛИ

В. М. ГУСЕВ и Г. И. ЧУЕВА

Украинский институт эпидемиологии и микробиологии им. Мечникова

Введение

О питании птиц в районе дельты р. Или имеются лишь отрывочные сведения в работах Шнитникова [3], Слудского [2] и др. Совершенно недостаточно освещен и вопрос о значении хищных птиц в ондатровом хозяйстве нашей страны. В настоящей статье приводятся данные по этим двум вопросам.

С осени 1948 г. до весны 1950 г. одним из авторов производился сбор материала по питанию, в основном, хищных птиц в дельте р. Или на территории Балхашского биологического пункта ВНИО.

Методика исследования и материал

Регулярно, не реже одного раза в 3 дня, производился сбор погадок и остатков пищи в местах отдыха и под гнездами птиц. Одновременно производился отстрел и отлов птиц для анализа содержимого зобов и желудков. При разборе собранного материала учитывался как видовой, так и количественный состав пищи. В случаях, вызывающих сомнение относительно количества съеденных грызунов одного вида, бралось меньшее число. Поэтому приводимый количественный состав съеденной пищи следует считать несколько преуменьшенным. Весной нами проводились сбор и определение яиц водоплавающей дичи, уничтоженных черной вороной. Всего собрано и исследовано 1540 погадок, 1012 зобов и желудков, 833 остатка пищи под гнездами и осмотрено в апреле и мае на двух водоемах 465 яиц водоплавающих птиц, разбитых и выпитых воронами.

Результаты исследования погадок, зобов и желудков приведены в табл. 1, остатков пищи, собранных под гнездами,— в табл. 2.

Разбор приведенных данных

1. Орлан-белохвост (Haliaetus albicilla L.). В дельте р. Или живет оседло. Касаясь питания этого хищника, Шнитников [3] приводит материалы Долгушина: «Питается белохвост в летнее время преимущественно рыбой, зимой же рыба ловится, повидимому, случайно и в основном корм белохвоста составляет заяц. На птиц нападает, повидимому, только в редких случаях» [1]. Слудский [2] считает орлана-белохвоста врагом ондатры.

По нашим данным, весной основную пищу орлана составляют рыба (в погадках и желудках 36,7% и в остатках под гнездами 61,6%) и ондатра (в погадках 30,6% и под гнездами 11,7%). Значительно мень-

[1] Необходимо заметить, что ко времени писания сводки Шнитниковым [3] ондатру только начали акклиматизировать в Балхашском районе, поэтому она, повидимому, не фигурирует в приводимых им данных по питанию хищных птиц.

ший процент остатков ондатры, обнаруженный под гнездами, нежели в погадках, объясняется тем, что сборы их под гнездами проводились во второй половине апреля и мае, т. е. в период, когда у ондатры уже прошли гон и миграция и зверьки стали менее доступными для хищников. Третье место в весеннем питании занимают водоплавающие птицы (в погадках 12,2% и в остатках под гнездами 10,4%). На четвертом месте стоит заяц-песчаник (соответственно 9,1% и 9,8%). Привлекает внимание тот факт, что белохвост приносит в гнездо много больше добычи, чем в состоянии съесть его семья (табл. 2). Летом основной пищей орлана-белохвоста также являются рыба (43,9%), ондатра (14,6%) и заяц-песчаник (14,6%). Осенью основу питания составляют ондатра (43,4%), заяц-песчаник (21,7%), водоплавающие птицы (13,04%) и остатки стола крупных четвероногих хищников (13,04%). Зимой основой питания являются рыба (35,4%) и заяц-песчаник (33,3%); при этом рыба растаскивается из куч, наловленных рыбаками.

Следует отметить, что прекрасно акклиматизировавшаяся и весьма ценная как промысловый вид ондатра добывается этим хищником чаще коренного представителя Балхашской фауны — зайца-песчаника; только зимой последний занимает второе место (после рыбы) в питании орлана. В этот период ондатра доступна для хищников вообще только в том случае, если из-за неблагоприятных условий вынуждена покидать водоемы и совершать перекочевки. Предположение Долгушина, приводимое Шнитниковым [3], что орлан нападает на птиц «в редких случаях», ошибочно. Этот хищник особенно успешно охотится за водоплавающими весной, в период высиживания самками яиц, и осенью, когда подросший молодняк начинает вести самостоятельный образ жизни.

2. Орлан-долгохвост (Haliaetus leucorhyphus Pall.). В дельту Или прилетает в первой половине февраля; 8 марта 1949 г. нам принесли одно свежее яйцо этого хищника. Отлетает в октябре — начале ноября. Шнитников [3] не приводит данных по питанию этого вида. По нашим наблюдениям, весной основной его пищей являются заяц-песчаник (31,4%), рыба (20,0%), водяная крыса (17,1%) и ондатра (11,4%). В остатках под гнездами наибольшую долю составляла рыба (80,9%), причем 60,8% ее не было использовано, затем водоплавающая птица (13,5%) и ондатра (5,0%). Осенью основу питания составляют заяц-песчаник (34,5%) и ондатра (10,3%).

3. Коршун черный (Milvus migrans migrans Bodd.). Прилетает в конце марта, отлетает в сентябре. Отдельные особи встречаются до первой половины октября. Гнездится. Из пернатых хищников, после луня болотного, наиболее многочисленный вид. Шнитников [3] указывает, что коршун охотно поедает ежей; под гнездами автор находил остатки рыб и зайцев, причем относительно последних он считает, что только мертвые и умирающие могут стать жертвой этого хищника.

Наши данные говорят о том, что весной коршун больше всего питается ондатрой (22,1%), рыбой (21,4%), добывая ее после схода льда (задохнувшуюся подо льдом в зимнее время), мелкими пернатыми (12,1%), домовыми мышами (9,2%) и водяными крысами (7,8%). В остатках под гнездами находились рыба (26,6%), водоплавающие птицы (20,2%), заяц-песчаник (13,3%), все молодые, и ондатра (13,3%). Летом основу питания составляют водяные крысы (38,4%), полевки (15,4%) и водоплавающие птицы (15,4%).

4. Зимняк (Buteo lagopus lagopus Brünn.). Первые экземпляры, прилетевшие на зимовку, отмечены нами 26 октября 1948 г. и 8 ноября 1949 г. Наиболее поздние даты встречи весной — 4 апреля 1949 г. и 28 марта 1950 г. Весной основой питания являются полевка обыкновенная (24,1%), ондатра (17,5%), полевые мыши

Вид птицы	Период	Мышь домовая	Мышь полевая	Мышь лесная	Полевка обыкновенная	Водяная крыса	Ондатра	Песчанка полуденная и гребенщиковая	Заяц-песчаник	Не определенные мышевидные грызуны	Солонгой
Орлан-белохвост	Весна	3,06	—	—	1,02	1,02	30,6	—	9,1	1,02	1,02
	Лето	—	—	—	2,4	4,8	14,6	—	14,6	—	—
	Осень	—	—	—	—	—	43,4	—	21,7	0,3	—
	Зима	—	—	—	2,1	4,3	6,4	—	21,4	—	2,1
Орлан-долгохвост	Весна	—	2,8	—	—	17,1	11,4	2,8	31,4	—	—
	Осень	—	—	—	3,4	6,8	10,3	6,8	34,5	2,8	6,8
Зимняк	Весна	17,2	17,2	—	24,1	6,8	17,5	10,0	6,8	—	—
	Зима	7,7	14,5	—	41,5	4,3	5,06	8,1	12,5	0,6	1,01
Коршун черный	Весна	9,2	—	—	4,2	7,8	22,1	2,8	6,4	2,1	0,7
	Лето	7,6	—	—	15,4	38,4	4,0	3,6	7,6	—	—
Лунь болотный	Весна	—	—	—	1,9	3,8	36,5	—	1,9	—	—
	Лето	—	—	—	6,6	20,0	33,3	—	—	—	—
	Осень	—	—	—	—	20,0	25,0	—	—	—	—
Лунь полевой	Весна	41,4	10,7	—	12,5	14,2	—	7,0	—	—	—
	Зима	38,4	27,1	2,1	24,1	2,1	1,1	3,2	—	—	—
Скопа	Весна	—	—	—	—	—	1,3	—	—	—	—
Орел могильник	Весна	—	1,1	—	2,3	7,0	12,7	12,7	15,1	—	1,1
	Лето	4,3	—	—	4,4	—	34,7	26,08	17,3	—	—
	Осень	—	—	—	—	—	40,0	10,0	30,0	—	—
Сова ушастая	Весна	11,8	13,8	1,9	19,8	23,7	0,9	12,8	1,9	1,9	—
	Осень	16,6	16,6	8,3	8,3	8,3	—	25,0	—	—	—
	Зима	16,3	10,5	2,1	20,0	1,05	1,05	31,05	0,5	2,1	—
Сыч	Весна	17,05	10,8	4,1	21,4	9,04	—	34,07	—	—	—
	Зима	31,3	8,7	2,5	13,1	3,6	—	37,2	—	—	—
Ворона черная	Весна	5,8	—	—	11,7	—	7,3	—	5,8	—	—
	Лето	8,0	—	—	8,0	—	6,2	—	2,0	—	—
	Осень	2,5	—	—	—	—	10,5	—	1,8	3,2	—
	Зима	25,5	—	—	10,9	—	9,4	—	10,4	2,9	—
Сорокопут серый	Весна	27,6	3,03	—	69,6	—	—	—	—	—	—
	Осень	67,8	16,1	—	16,1	—	—	—	—	—	—
	Зима	52,6	15,9	—	25,4	—	—	—	—	—	—

* Кроме упомянутых в таблице видов пищи, встречены землеройки — 0,9% (в пи 5,0% (лунь болотный, осень), плоды джигды — 37,6% (ворона черная, осень).

Таблица 1

зобов и погадок птиц (в %)*

Лиса	Фазан	Водоплавающие птицы	Мелкие птицы	Яйца птиц	Рептилии	Рыба	Саранча	Растения (злаки)	Падаль	Плоды актаспа	Остатки стола крупных четвероногих хищников	Неопределенные остатки
1,02	1,02	12,2	2,04	—	—	36,7	—	—	1,02	—	—	—
—	2,4	7,3	2,4	—	—	43,9	—	—	—	—	7,3	—
—	—	13,04	—	—	—	8,6	—	—	—	—	13,04	—
1,07	7,5	—	—	—	—	35,4	—	2,1	8,0	—	7,5	—
—	8,5	—	5,7	—	—	20,0	—	—	—	—	—	—
—	—	—	10,3	—	—	6,8	—	6,8	—	—	3,4	1,02
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1,6	2,02	0,6	—	—	0,6	—	—	—	—	—	—
—	0,7	2,8	12,1	2,8	4,2	21,4	—	—	—	—	2,1	—
—	—	15,4	—	—	7,6	—	—	—	—	—	—	—
—	—	28,8	9,6	1,9	3,8	7,6	—	3,8	—	—	—	3,4
—	—	26,6	—	—	6,6	—	—	6,6	—	—	—	—
—	—	25,0	15,0	—	10,0	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	14,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	2,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	1,3	—	—	—	97,3	—	—	—	—	—	—
1,1	2,3	4,6	2,3	—	—	30,2	—	—	1,1	—	4,6	1,8
—	4,3	8,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	10,0	10,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	11,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	16,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	12,1	—	—	—	—	—	—	—	—	3,2
—	—	—	3,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	3,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	13,2	—	50,0	—	—	2,9	—	2,9	—
—	—	—	2,0	—	—	20,0	14,0	—	4,0	14,0	12,0	—
—	—	—	—	—	—	24,5	0,5	—	1,5	4,0	8,5	5,4
—	—	—	2,9	—	—	—	—	—	11,6	—	24,07	3,4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	6,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—

тании совы ушастой, весной), птенцы птиц — 12,0% (ворона черная, летом), амфибии —

Таблица 2

Анализ остатков пищи под гнездами за март — апрель 1950 г.

Вид птицы	Число гнезд	Ежи		Водяная крыса		Ондатра			Песчанки (гребенщиковая и полуденная)			Заяц-песчаник			Барсук		Кошка пятнистая		Фазан		Ворона черная			Водоплавающие птицы			Яйца птиц		Рыба (сазан)			Падаль	
		остатков	в % к остальным кормам	остатков	%	целых	остатков	%	целых	остатков	%	целых	остатков	%	остатков	%	остатков	%	остатков	%	целых	остатков	%	целых	остатков	%	остатков	%	целых	остатков	%	остатков	%
Орлан-белохвост . . .	7	1	0,2	1	0,2	20	28	11,7	—	4	0,9	7	33	9,8	1	0,2	1	0,2	6	1,6	1	2	0,7	5	37	10,4	4	0,9	85	166	61,6	5	1,2
Орлан-долгохвост . . .	2	—	—	—	—	4	6	5,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,5	—	—	—	2	25	13,6	—	—	115	6	81,8	—	—
Коршун черный	2	—	—	—	—	3	1	14,4	1	1	7,4	1	3	14,4	—	—	—	—	2	7,4	—	1	3,7	3	3	22,2	—	—	3	25	29,6	—	—
Скопа	3	—	—	—	—	—	3	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,9	—	—	90	140	97,7	—	—

(17,2%), мышь домовая (17,2%). Зимой — полевка обыкновенная (41,5%), мышь полевая (14,5%) и заяц-песчаник (12,5%).

5. Лунь болотный (Circus aeruginosus aeruginosus L.). Прилетает в марте, отлетает в конце второй половины сентября. Отдельные экземпляры встречаются до первых чисел ноября. Самый многочисленный из гнездящихся хищников дельты р. Или. Г. П. и Д. П. Дементьевы [1] пишут, что они наблюдали нападение болотного луня на голубя, фазана, горлицу. Слудский [2] считает луня врагом ондатры. Шнитников [3] добыл луня, поедавшего самку красноносой чернети.

По нашим материалам лунь болотный весной больше всего поедает ондатр (36,5%), немалый процент которых утаскивает из капканов, и водоплавающую птицу (28,8%); летом — ондатр (33,3%), водоплавающую птицу (26,6%) и водяную крысу (20,0%); осенью — ондатр (25,0%), водоплавающую птицу (25,0%), водяных крыс (20,0%) и мелких пернатых (15,0%).

6. Лунь полевой (Circus cyaneus cyaneus L.). Встречается круглогодично. Шнитников [3] пишет: «В желудках вскрытых птиц находились как грызуны и лягушки, так и птицы».

По нашим материалам, лунь полевой весной больше всего поедает мышей домовых (41,4%), водяных крыс (14,2%) и мелких пернатых (14,2%); зимой — мышей домовых (38,4%), мышей полевых (27,1%) и обыкновенных полевок (24,1%).

7. Скопа (Pandion haliaetus haliaetus L.). Первые прилетевшие экземпляры отмечены нами во второй половине апреля (1949 г., 1950 г.). Отлет начинается с середины сентября. Отдельные экземпляры встречаются в конце октября (22, 26, 28 октября 1949 г.). Гнездится. В погадках и остатках пищи под гнездами рыба составляет 97,3 и 97,7%. Зарегистрированы отдельные случаи нападения на ондатр.

8. Могильник (Aquila heliaca heliaca Sav.). Прилетает в начале марта, отлетает в октябре. Гнездится. О питании этого хищника Шнитников [3] пишет: «Что касается основного содержимого погадок из саксаульников, то анализ показал наличие в них следующих животных остатков: тонкопалого суслика, гребенщиковой и полуденной песчанок, зайцев, ежей, черепах и в редких случаях саранчовых». Автор добавляет к этому, что «могильник охотно ловит ворон».

Весной могильник, по нашим данным, больше всего поедает рыбу (30,2%), ловя ее на мелких местах, затем зайцев (15,1%), ондатр (12,7%) и полуденную и гребенщиковую песчанок (12,7%); летом — ондатру (34,7%), песчанок (26,08%) и зайцев (17,3%); осенью — ондатру (40,0%) и зайца-песчаника (30,0%).

9. Сова ушастая (Asio otus otus L.). Гнездящийся и пролетный вид. Весной больше всего поедает водяных крыс (23,7%), полевок (19,8%), песчанок (12,8%) и мелких птиц (11,8%). Осенью основу питания составляют песчанки (25,0%), мышь полевая (16,6%), мышь домовая (16,6%) и мелкие пернатые (16,6%). Зимой сова больше всего поедает песчанок (31,05%), полевок (20,0%), мышей домовых (16,3%), мелких пернатых (12,1%) и мышей полевых (10,5%).

10. Сыч (Athene noctua orientalis Sev.). Оседло живущий вид. По нашим наблюдениям, основу питания весной и зимой составляют грызуны; весной — полуденная и гребенщиковая песчанки (34,07%), полевки (21,4%) и мыши домовые (17,05%); зимой — песчанки (37,2%), мыши домовые (31,3%), полевки (13,1%).

11. Ворона черная (Corvus corone orientalis Eversm.). Шнитников [3] только указывает, что черная ворона выпивает яйца птиц. Нашими наблюдениями это подтвердилось. Она наносит существенный вред промысловым видам водоплавающих птиц. Так, при

осмотре одного из озер (Гусиное) весной 1949 г. было обнаружено 186 разбитых и выпитых яиц уток, гусей, лысух — одной парой гнездящихся на нем ворон. Весной 1950 г. там же было обнаружено 237 уничтоженных яиц водоплавающей дичи. В течение дня на плесе Безымянное обнаружено 42 яйца, уничтоженных воронами. Любопытно отметить, что цапли не терпят присутствия ворон возле колоний и в случае появления последних на территории их гнездования немедленно их изгоняют.

Весной черная ворона в большом количестве поедает задохнувшуюся зимой рыбу (50,0%) и яйца птиц (13,2%); летом — рыбу (20,0%), которую ловит на мелких местах и перекатах, плоды Astragalus ammodendron (по местному — канчия) (14,0%), саранчу (14,0%); осенью — плоды джигды (37,6%), рыбу (24,5%) и ондатру (10,5%). Зимой ворона больше всего поедает домовых мышей (25,5%), среди которых в эти годы наблюдался большой падеж; немалый процент (24,7%) в этот период занимают в ее рационе и остатки стола крупных хищников.

12. Сорокопут серый (Lanius excubitor L.). Встречается на пролете и зимует. Ранней весной в основном кормится полевками (69,6%) и домовыми мышами (27,6%). Осенний рацион в основном состоит из домовых мышей (67,8%), полевых мышей (16,1%) и полевок (16,1%). Зимой также поедает больше всего домовых мышей (52,6%), затем полевок (25,4%) и мышей полевых (15,9%).

Для проверки вреда, наносимого хищными птицами ондатровому промыслу, нами в 1949 г. был поставлен следующий опыт. Было взято два участка с равными по кормности и ремизным условиям озерами. На одном велась интенсивная борьба с пернатыми хищниками, в результате которой было уничтожено: болотных луней — 35, орланов-белохвостов — 4, коршунов — 9, могильников — 2, ворон черных — более 50 и разорено 4 гнезда хищных птиц. Другой участок, отстоящий от первого на 10—12 км, служил контролем. Последующий полный вылов ондатры в период промысла на подопытных водоемах показал следующее. На участке, где хищные птицы почти полностью были уничтожены, на каждую старую самку к началу промысла приходилось в среднем на 3 молодые особи больше, чем на озерах контрольного участка. Вскрытие более сотни взрослых отметавших самок из первой и второй групп озер показало, что у них было в среднем одинаковое число послеродовых пятен. На контрольном участке, где хищные птицы не уничтожались, из 270 пойманных в капканы ондатр превращено в брак 24, имели дефекты 14, т. е. 14,0% улова было повреждено или уничтожено. На озерах, где хищные птицы уничтожались, на 800 отловленных зверьков только один (0,2%) оказался поврежденным (повидимому, случайно залетевшим хищником).

Приведенный материал позволяет сделать следующие выводы:

1. В дельте р. Или большой вред промысловым видам зверей (ондатра, заяц-песчаник), промысловым видам птиц, а также рыбному хозяйству приносят орлан-белохвост, орлан-долгохвост, лунь болотный, могильник, черная ворона и скопа. В наших охотничьих хозяйствах, где численность промысловых видов регулирует человек (охотник), с перечисленными видами пернатых хищников необходимо вести решительную борьбу. Вред, приносимый ими уничтожением промысловых видов, едва ли (табл. 1 и 2) может компенсироваться пользой от уничтожения вредных грызунов. Плановый отлов и отстрел, производимый охотниками на своих участках и интенсивно разреживающий популяции промысловых видов, сводит к нулю роль пернатых хищников как санитаров. Промысловик у себя на участке оставляет только то количество, которое необходимо для воспроизводства. Охотники имеют все возможности, на-

ряду с биотехническими мероприятиями, проводить и уничтожение вредных грызунов, что и делается в некоторых хозяйствах.

2. Вред, приносимый охотничьему хозяйству коршуном и зимняком, частично компенсируется пользой, приносимой ими уничтожением мышевидных грызунов и особенно водяной крысы и полевок. Водяные крысы и полевки часто попадают в расставленные на ондатру орудия лова и тем мешают отлову последней.

3. Несомненно полезны лунь полевой, сова ушастая, сыч, сорокопут серый. Эти птицы должны быть взяты под охрану.

Литература

1. Дементьев Г. П. и Дементьев Д. П., Материалы к познанию орнитологической фауны Киргизии, Тр. Кирг. н.-иссл. ин-та, т. I, вып. 2, 1930.— 2. Слудский А. А., Ондатра, Алма-Ата, 1948.— 3. Шнитников В. Н., Птицы Семиречья, М.— Л., 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

О ПИТАНИИ И ВОЗМОЖНОМ ХОЗЯЙСТВЕННОМ ЗНАЧЕНИИ НЕКОТОРЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЧАЕК И КРАЧЕК

Т. Л. БОРОДУЛИНА

Институт морфологии животных АН СССР

В последние годы в специальной отечественной литературе появилось значительное количество работ с конкретными данными о биологии и особенно питании различных птиц, преимущественно мелких, лесных. Это связано в первую очередь с необходимостью выяснить хозяйственное значение и возможности использования этих птиц для борьбы с вредителями в полезащитных насаждениях, проводимых по сталинскому плану преобразования природы.

В связи с созданием по этому плану искусственных водоемов на юге нашей страны выяснение биологии и возможного хозяйственного использования чаек и крачек приобретает особый интерес, так как эти птицы, без сомнения, будут заселять многие из новых водоемов. В еще большей степени мы можем ожидать увеличения численности и освоения новых мест гнездования чайками и крачками ко времени завершения строительства водохранилищ на Волге, Дону, Днепре и Аму-Дарье и создания грандиозной оросительной системы в низовьях этих рек.

Изучение биологии чаек и крачек производилось на степных озерах Новосибирской области Купинского района вблизи села Лягушье с 25 мая по 22 июля 1949 года.

Из чайковых птиц здесь гнездились два вида чаек и два вида крачек. Большая колония всех этих птиц располагалась на сильно заросшем озере, площадью около 1 км^2. Плес озера изрезан многочисленными отдельными группами зарослей тростника. В этих зарослях, где глубина достигает 2 м, и располагаются гнезда птиц.

Наиболее многочисленна черная крачка (Hydrochelidon nigra) — около 10 000, второе место по численности занимает малая чайка (Larus minutus) — несколько тысяч. Относительно немного озерной чайки (L. ridibundus), а светлокрылой крачки (Hydrochelidon leocoptera) всего несколько сотен.

В центральной части озера преобладают колонии озерной и малой чаек, чаще всего в эти колонии включаются и гнезда черношейной поганки (Podiceps nigricollis). Обе эти чайки устраивают свои гнезда на плавающих корневищах среди тростника, но обычно вблизи открытого плеса. К размножению озерная чайка приступила несколько раньше малой; в первых числах июня, когда у последней была лишь только кладка яиц, у нее уже появились птенцы, а 9 июля молодые чайки самостоятельно кормились в 4 км от озера. Черная крачка делает свои гнезда там же среди тростника (всегда в некотором отдалении от озерной чайки), но, в отличие от чаек, не у открытого плеса, а внутри тростникового кольца, где почти совершенно спокойная стоячая вода.

Здесь на скоплениях ряски располагаются группами по 5—7 штук гнезда этой птицы. Эти гнезда, построенные из стеблей тростника, а иногда и ряски, часто имеют настолько мало подстилки, что верхний край гнезда находится всего лишь в 2 см от воды. Гнездо чаще всего влажное. Сроки размножения черной крачки почти совпадают с таковыми малой чайки, т. е. к первым числам июня у них отмечена полная кладка, а массовое вылупление начинается 18 июня. Через месяц молодые птицы уже хорошо летали и самостоятельно кормились.

Светлокрылые крачки гнездились в своеобразных условиях. Их гнезда были расположены на прибрежной части озера, имеющей глубину всего лишь 20—40 см и сильно заросшей ситником. Это даже скорее болото, которое непосредственно переходит в озеро. К размножению светлокрылая крачка приступила значительно позже других птиц. Только 11 июня у нее найдены первые гнезда, с 1—2 яйцами, а 1 июля началось уже вылупление птенцов.

Описываемые птицы — как раз те виды, которые гнездятся только на пресных малых водоемах, где образуют иногда большие колонии. Озерная чайка, например, в количестве 5000 пар гнездится в окрестностях Москвы на небольшом (500 × 800 м) заросшем озере Киево. Здесь же гнездится и черная крачка. На Украине черные крачки поселяются даже на небольших сельских прудах и очень обычны на запруженных ручьях и речках.

Выяснение питания чаек и крачек в период их размножения, т. е. в нашем случае с мая по август, особенно интересно, так как в это время, в связи с выкармливанием птенцов, питание птиц наиболее интенсивно и может иметь существенное значение в истреблении сельскохозяйственных вредителей.

Питание изучалось непосредственным наблюдением за кормящимися птицами и анализом содержимого желудков. Всего разобрано 140 желудков (46 — малой чайки, 19 — озерной чайки, 52 — черной крачки и 23 светлокрылой крачки). Определение беспозвоночных животных проведено А. Шаровым. Привожу данные по наиболее важным компонентам питания (см. таблицу).

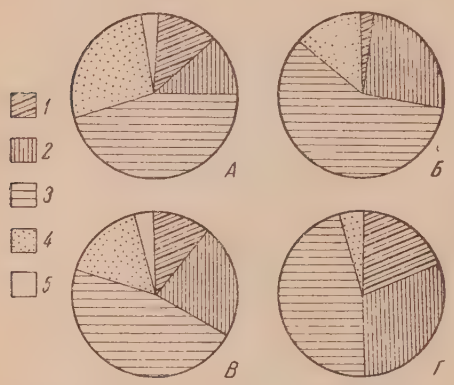
У всех четырех видов питание относительно однородно, однако соотношение кормов различно. Это хорошо видно на примере стрекоз. Если в питании озерной чайки большую роль играют нимфы стрекоз, которые в общей сложности дают 31,5% встреч, а взрослые стрекозы составляют лишь 21%, то у малой чайки и черной крачки это соотношение изменяется в сторону уменьшения в питании количества личинок стрекоз и повышения количества взрослых форм. Светлокрылая же крачка занимает в этом ряду самое крайнее положение — в ее питании важнейшую роль играют именно взрослые стрекозы, составляющие 52,2% встреч. Размножение этой крачки наступило позднее, чем у всех других видов, и совпало с началом массового лета стрекоз: 11 июня отмечено первое появление массы летающих стрекоз и начало кладки яиц у светлокрылой крачки.

Все виды потребляют водных клопов (гладыш, корикса, плавт), однако, несмотря на обилие водомерок в местах кормежек птиц, эти клопы ни разу в содержимом желудков не были обнаружены. Очень большое значение в питании чаек и крачек имели различные водные жуки и их личники (плавунцы и водолюбы). Особенно выделяются в этом отношении черные крачки: личинки плавунцов встречаются в 67,4% их желудков, а личинки водолюба в 48,1%. Хирономусы редки в питании крачек и, наоборот, имеют большое значение в питании малой чайки (41,2%). Ракообразные (Artemia salina) обнаружены в питании только обеих чаек. Эти рачки водятся в соленогорьком озере и скапливаются на очень мелких, хорошо прогреваемых солнцем местах, где чайки име-

ют возможность ловить их, бродя по мелководью. Крачки никогда так не охотятся и даже не залетают на это озеро.

Другие компоненты составляют по весу не более 10—15% всей пищи чаек и крачек, однако представлены большим количеством видов беспозвоночных.

В питании малой чайки в очень небольшом количестве встречаются равнокрылые (цикады — 8,7%, тли — 2,1%, наездники — 4,3%, пилильщики — 2,1%). В питании всех четырех видов птиц встречаются листогрызы (Cassidae, Donacia), но в заметном количестве только у озерной чайки (21% встреч) и у светлокрылой крачки (17,4%). Сухопутных жуков (Scarabaeidae, Carabidae, Staphilinidae) больше всего найдено в желудках малой чайки и особенно светлокрылой крачки. В питании



Распределение кормов по местам их добывания

А — L. ridibundus, *Б* — H. nigra, *В* — L. minutus, *Г* — H. leocoptera. *1* — пища с суши, *2* — пища с воздуха, *3* — пища с поверхности воды и водных растений, *4* — пища из воды, *5* — пища из ила

черной крачки имеется лишь единичная встреча, а в питании озерной чайки встречены только жужелицы. Из двукрылых (кроме отмеченных в таблице) единичные встречи, причем главным образом у малой чайки, дают личинки мелких комаров хелеид, крупные и мелкие комары, слепни, личинки журчалки-крыски, зеленушки, личинки сирфид и другие мусциды. Надо отметить одиночные встречи у черной крачки вертячек и кузнечиков, а у малой — пиявок.

Различия в соотношении кормов у различных птиц зависят главным образом от способов добывания пищи. На рисунке приведены диаграммы распределения кормов по местам их добывания. Крачки добывают корм главным образом на лету; светлокрылая крачка, например, как мне неоднократно приходилось наблюдать, легко ловит в воздухе даже крупных стрекоз. Что же касается озерной чайки, то хотя в ее питании взрослые стрекозы встречаются относительно часто, однако наблюдениями способы добывания стрекоз не установлены. По всей видимости, чайка берет этих насекомых не в воздухе. Наибольшее количество наземных видов беспозвоночных встречено в питании светлокрылой крачки. Чаще других она летает в поисках добычи над болотцами и над степью, склевывая на лету насекомых. На озерах эта крачка кормится на очень мелких местах (2—10 см, редко до 30 см глубины). Чайки, в противоположность крачкам, могут собирать корм из ила, бродя по мелководью. Малая чайка по способу добывания корма и его составу занимает промежуточное место между озерной чайкой и крачками. В питании озерной чайки надо отметить присутствие в незначительном количестве рыбы, отсутствующей у остальных трех видов. В питании озерной чайки из других мест (оз. Киево, Московской обл.) рыбы также занимают незначительное место (Исаков, Крумина, Распопов [3]).

Важнейшие корма чаек и крачек

Наименование вида	Чайки						Крачки					
	озерная			малая			черная			светлокрылая		
	% встреч	колич. экз. в желудке и в зобе		% встреч	колич. экз. в желудке и в зобе		% встреч	колич. экз. в желудке и в зобе		% встреч	колич. экз. в желудке и в зобе	
		средн.	макс.		средн.	макс.		средн.	макс.		средн.	макс.
Стрекозы Zygoptera, взрослые	5,2	1,0	1	23,9	17,7	133	21,2	2,0	5	30,2	9,1	40
„ „ личинки	26,3	2,6	4	17,5	1,3	2	15,3	5,0	16	—	—	—
„ Anisoptera, взрослые	15,8	1,0	1	8,7	2,3	7	21,2	1,5	3	26,1	3,5	8
„ „ личинки	15,8	38,0	67	6,5	3,3	6	9,6	2,6	7	8,7	3,0	5
Поденки Ephemeroptera . . .	—	—	—	17,4	3,3	8	—	—	—	—	—	—
Гладыши Notonecta	21,0	31,0	101	26,0	9,5	34	17,3	1,5	4	26,1	1,3	2
Корикса Corixa	15,8	2,0	3	21,7	12,6	70	1,9	2,0	2	4,3	2,0	2
Плавунцы Dytiscidae, взрослые	21,0	1,2	2	13,6	1,4	2	3,8	1,0	1	33,1	26,0	10
„ „ личинки	42,0	15,5	52	32,6	19,0	65	67,4	6,2	45	39,1	2,8	10
Водолюбы Hydrophilidae, взрослые	21,1	4,0	8	17,3	17,2	99	—	—	—	17,3	3,5	7
Водолюбы Hydrophilidae личинки	52,6	4,3	13	4,3	9,0	10	48,1	8,4	60	17,3	3,0	4
Жужелицы Carabidae	10,5	1,0	1	2,1	1,0	1	—	—	—	13,1	1,0	1
Хирономусы Chironomus, взрослые	21,0	127,0	500	41,2	78,0	347	19,2	7,0	47	8,7	2,5	3
Хирономусы Chironomus, личинки	10,5	7,0	12	2,1	6,0	6	—	—	—	—	—	—
Хирономусы Chironomus, куколки	5,2	85,0	85	6,5	2,3	5	—	—	—	—	—	—
Львинка Stratyomia, личинки	15,8	7,0	18	—	—	—	15,3	3,6	15	4,5	1,0	1
Ручейники Trichoptera	—	—	—	23,9	27,5	114	5,7	1,6	3	4,5	1,0	1
Пауки водяные Argyronecta aquatica	15,8	2,7	7	15,2	9,0	54	25,0	3,8	15	21,7	1,5	2
Рачки Artemia salina	10,5	45,5	670	10,9	90,0	241	—	—	—	—	—	—
Рыба	10,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Итак, основу питания этих птиц в гнездовой период составляли водные насекомые. Большое место занимали насекомые — враги рыб: крупные плавунцы, гладыши, кориксы, плавты, личинки стрекоз. У черной крачки эти истребители рыбьей молоди составляют большую часть питания. С другой стороны, хирономусы и личинки стрекоз, поедаемые чайками и крачками, служат также питанием для рыб. Однако эта конкуренция не имеет существенного значения. Особенно это относится к крачкам, у которых подобные корма занимают очень незначительное место в питании.

Речная крачка (Sterna hirundo) из-за поедания молоди рыб причислена к вредным птицам (Деревягин [2]). В нашем случае анализ питания в период размножния показывает, что все четыре рассмотренных мною вида даже не связаны гнездованием с рыбными водоемами (чего, повидимому, нельзя сказать о речной крачке) и по крайней мере в гнездовое время обходятся совершенно без рыбных кормов. В желудке же единственной добытой залетной речной крачки и здесь были обнаружены рыбы.

В истреблении наземных вредных насекомых, как, например, листогрызов, хрущей и др., все эти птицы в нашем случае имели небольшое значение из-за обилия и разнообразия кормов в водоемах вблизи мест гнездования. Однако, в противоположность этому, в питании некоторых видов чаек и крачек из других районов [1—4] наземные и даже почвенные вредные насекомые играют очень существенную роль. По данным В. И. Телегина, в августе того же 1949 г. на полях в районе Купина, очень далеко от воды, черные и светлокрылые крачки, а также малые чайки, летая стайками, промышляли насекомых, в основном саранчовых. В 1944 г. в Черноостровском районе Каменец-Подольской обл. приходилось наблюдать, как черные крачки, жившие на пруду, постоянно охотились над тропинками и дорогами вблизи водоема, собирая с полета проползавших по тропинке насекомых.

Все это говорит о том, что при обилии наземных насекомых возможность переключения на питание ими чаек и крачек может выдвинуть этих птиц в число заметных истребителей насекомых — вредителей полей [1].

Литература

1. Бородулина Т. Л., Роль питания в формировании морфо-экологических особенностей крачек, ДАН СССР, н. сер., т. LXXI, № 6, 1950.— 2. Деревягин П. Я., Материалы по экологии некоторых видов крачек, Тр. Алма-Атинского зоопарка, вып. 1. 1948.— 3. Исаков Ю. А., Крумина М. К. и Распопов М. П., Материалы по экологии обыкновенной чайки, Очерки природы Подмосковья и Московской области, изд. Моск. об-ва испыт. природы, 1947.— 4. Шевченко В. В., До екології чайок і крячків Присивашшя, Праці науково-дослідного зоолого-біологічного ін-ту, Харківський д. у-т, т. 4, сектор екології, 1937.

---

[1] Часто чайковые птицы рассматриваются как разносчики лигулеза рыб, однако этого вопроса мы не касаемся, вследствие того, что в озере, где проводились наблюдения, рыбы, видимо, совершенно не было. Надо отметить, что при анатомических вскрытиях, в противоположность обеим чайкам, у которых в относительно большом количестве встречались ленточные черви, обе крачки в отношении эндопаразитов были совершенно чисты.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

РОЛЬ ВЕСЕННЕГО ПАВОДКА В ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОЙМЕННЫХ БИОТОПОВ

Л. П. БОРОДИН

Окский заповедник

Наличие ежегодных весенних паводков — характерная особенность пойменных биотопов. Периодическое появление большой массы воды резко меняет условия обитания. Млекопитающие, застигнутые в пойме водой, вынуждены быстро приспосабливаться к новой, подчас совершенно чуждой им обстановке. К сожалению, такое интересное явление не пользуется вниманием и довольно скудно освещено в литературе.

Начиная с 1939 г. в Окском заповеднике проводятся наблюдения в паводок. Результаты этой работы объединены в настоящую статью, в которой описывается экологическая обстановка, свойственная весеннему паводку в районе среднего течения р. Оки. Основное внимание уделено непосредственному влиянию воды на млекопитающих.

Объекты наблюдений

В пределах охранной зоны заповедника пойма Оки достигает местами 15 км в ширину (обычно 12). При «малой воде» разлива она изобилует островами разной величины. В пик большого разлива незалитыми бывают лишь останцы и наиболее возвышенные участки. В паводок 1947 г. (наивысший за последние 13 лет) оставался 31 остров общей площадью около 500 га. Совсем маленькие островки нами не учтены. Они, в конечном итоге, не решают вопроса и незначительно увеличивают общую площадь островов. При большом паводке над поверхностью, помимо островов, возвышаются домики бакенщиков, крыши избушек, кроны деревьев и вершины высоких кустов. Сильный ветер в это время образует большие волны и очень затрудняет, а иногда делает совсем невозможным передвижение даже на хороших, надежных лодках.

Ниже приводится список млекопитающих, обнаруженных в пойме во время паводка. Для каждого вида дается перечень убежищ, в которых его находили.

1. Выхухоль — Desmana moschata L. Условия паводка коренным образом изменяют поведение даже такого узко специализированного к водной среде зверька, как выхухоль. Она покидает заливаемые норы и ищет убежища в других местах. Временные убежища выхухоли разнообразны: она роет норы по коренному берегу, на образующихся островах, в стенах полуразрушенной землянки, силосной ямы; поселяется в дуплах возвышающихся над водой деревьев, причем вход в дупло, как правило, располагается под водой; устраивает себе укрытия в наносах наплыва, задержавшегося на кустах или возле деревьев; делает норы в залитых стогах сена; охотно использует искусственные

убежища (особенно дуплянки); поселяется в изломах льдин, образующих удобные ниши. Как исключение, выхухоль отмечена в поднятых водой постройках сплавного участка. Однако всем другим выхухоль предпочитает убежища в лесу. Древесно-кустарниковая растительность в это время имеет очень большое значение для выхухоли. На оголенных участках поймы, даже при наличии пригодных озер, выхухоль редка. Ей трудно найти здесь убежище и она сносится весенним потоком. Имея широкие возможности к расселению по пойме, выхухоль все же в большинстве случаев придерживается залитых озер, где находит себе убежища и кормится.

В весеннее половодье, точнее в апреле, у выхухоли наблюдается спаривание — наступает весенний период размножения. Это явление указывает на то, что паводок не угнетает выхухоль, что полное приспособление к нему является характерной чертой экологии данного вида.

2. Крот — Talpa europaea L. Для непосредственного действия воды крот обычно недоступен, так как встречается на останцах. Однако отдельные находки указывают на заселение кротом и низинных участков поймы. В этом случае он, как и другие млекопитающие, в паводок ищет спасения на островах. В паводок 1941 г. крот был обнаружен в остатках избушки на пологой возвышенности в лесу. В 1947 г. на одном из островов в заповеднике, когда вода еще прибывала, были найдены свежие кротовины. По мере подъема воды они возникали все выше, а за два дня до пика паводка находились уже на самых высоких точках острова. Площадь последнего сократилась до 300 м². Третье наблюдение отражает обратный процесс — выход крота с незаливаемых участков в пойму. В апреле 1947 г., во время убыли воды мы обнаружили кротовые ходы, идущие в пойму из примыкающего коренного берега, поросшего лесом. Располагались они в поверхностных слоях почвы, были хорошо заметны и имели частые, свежие кротовины. Последняя из них находилась у самой воды (как и предыдущие, что установлено по следам прежних уровней). В последнем случае, повидимому, имеет место перемещение крота в пойменные участки вслед за водой. Успех подобного освоения кротом луговых угодий целиком зависит от расстояний и наличия незаливаемых мест и решается следующим паводком.

3. Землеройки — Sorex. Встречались в самых разнообразных местах: на островах в норах полевок, вместе с полевками в крышах землянок и избушек, в дуплах деревьев, под корой сухих деревьев, под сухой листвой и пр. Характерно отсутствие больших скоплений этих зверьков.

4. Мышевидные грызуны. В годы повышенной численности мышевидные грызуны в массе скопляются на островах, делают здесь подснежные ходы в сохранившихся остатках снега, роют норы, а при наличии сена охотно поселяются в нем. Глубина нор на островах зависит от уровня воды. Часто имеющиеся норы не могут обеспечить нормального размещения всей массы грызунов, и последние при опасности буквально набиваются в них один к одному. Даже при таком наполнении нор многие зверьки остаются на поверхности в поисках случайных укрытий. Помимо островов, мышевидные грызуны (преимущественно полевки) обнаруживались на деревьях, кустах, наплыве, искусственных убежищах для выхухоли, заторах льда, отдельных льдинах и просто плывущими вдали от каких-либо убежищ. В это время человеческие постройки в пойме привлекают много мышевидных. В разлив 1941 г. мы наблюдали их под крышей полузатопленной землянки. Из-за недостатка места они лезли друг на друга и образовали сплошную, серую, копошащуюся массу. В годы депрессии (1947) встречи мышевидных в пойме очень редки.

5. Водяная крыса — Arvicola terrestris L. В некоторые годы (1947) за весь период паводка в пойме встречаются одна-две особи, в другие же (1941 и 1942) водяная крыса наблюдается повсюду. Во время ледохода она путешествует по ледяным заторам, плывет на отдельных льдинах. В пик паводка всякое укрытие занято ею: она многочисленна на островах и древесно-кустарниковой растительности, их окружающей; находит приют в залитом лесу, на отдельно стоящих деревьях, зарослях ивняков и наплыве; охотно придерживается искусственных убежищ, выставленных для выхухоли. Плотность заселения временных убежищ различна — от отдельно сидящих особей на ветвях, наплыве и льдинах, до значительных скоплений в дуплах деревьев или удобных разветвлениях толстых ветвей. В последних случаях зверьки из-за недостатка места помещаются друг на друге.

6. Зайцы — Lepus timidus L., Lepus europaeus Pall. Влияние паводка на этих зверьков не одинаково. Беляк, как житель леса, чаще концентрируется на облесенных островах, имеющих лучшие защитные условия. Русак, населяя открытые луга и кустарниковые заросли в понижениях, естественно, скопляется на островах преимущественно открытых. Здесь он легко обнаруживается, а затем и уничтожается хищниками. Основным видом убежищ для зайцев служат острова. Реже они спасаются на деревьях, наплыве, льдинах. Последние три типа убежищ зайцы используют в критический момент. Зверьки, занявшие их, обычно гибнут задолго до конца паводка. Отмечена также большая смертность зайцев на маленьких, открытых островах. На открытых островах зайцы охотно используют искусственные убежища и подкормку.

7. Речной бобр — Castor fiber L. Речной бобр легко мирится с паводком. Существующие условия определяют его поведение. В пойме р. Пры с ее многочисленными островами бобры роют временные норы. В пойме р. Оки, куда можно отнести и водоемы нижнего течения р. Пры, картина совершенно иная: это — многоводный район; островов мало; здесь местами отдыха бобру служат плавающие кучи сухого хвороста, стволы деревьев, озерный лед, задержанный лесом, редко встречающиеся острова и пр. Позднее, когда в этом районе спадает вода, бобры приступают к рытью временных нор. В паводок бобры шире кочуют по пойме и не так строго придерживаются озер, в которых обитали до этого.

8. Волк — Canis lupus L. Сообщения наблюдателей и местных охотников дают основание говорить о волке как о виде, мало стесняемом водой. Случаи задержки волков на островах бывали и бывают почти ежегодно и в прилегающих к заповеднику участках поймы. Организуемые здесь местными силами облавы редко завершаются успешно — волк обычно успевает уплыть. Случаи гибели здоровых волков от воды неизвестны. Противоположные наблюдения носят характер исключения.

9. Лисица — Vulpes vulpes L. Во время половодья является обычным обитателем островов. Значительно реже она пользуется другими убежищами. Спасаясь от воды, она иногда взбирается на дерево, пытается переждать паводок на наплыве, плавает на куче сухого хвороста, довольствуется плавающим стволом дерева или надводной частью пня. Поселяясь на острове, лисица обязательно роет норы. Если остров велик и имеет старые норы, то лисица обычно использует их. Глубина нор, как и у мышевидных, определяется уровнем воды. На пологих, небольших островах норы располагаются поверхностно и примитивны, а на высоких — значительно углубляются и усложняются.

10. Енотовидная собака — Nyctereutes procyonoides, Gray. За последние годы наблюдается заметное увеличение чис-

ленности этого зверя. На одном и том же участке поймы встречены две лисицы и восемь енотовидных собак (1947). В своем приспособлении к паводку енотовидная собака сходна с лисицей. В качестве убежищ она использует острова, разветвления стволов деревьев, пни, плавающие бревна и вырванные с корнем деревья. Иногда ее отмечали плывущей вдали от убежищ. На островах она, как и лисица, обитает в норах.

11. Барсук — Meles meles L. Представление о барсуке как о типичном норнике, не селящемся в пойме, а посещающем ее лишь при своих охотничьих экскурсиях, несколько меняют наблюдения 1947 г. Первый раз барсук встречен 11 апреля в лесной части заповедника. В день наблюдения вода еще не достигла своего максимального уровня, и на обширной, мелководной площади сохранился почти совсем плоский островок в 30 м². На нем три сросшиеся основанием большие сосны образовали между собой удобную, относительно просторную нишу, возвышающуюся на 30 см над землей. Ниша и подножье сосен возле нее служили барсуку убежищем длительное время. При нашем приближении барсук покинул свое укрытие и уплыл в залитый водой лес. Другой барсук обнаружен в пойме Оки 22 апреля 1947 г. Обитал он в дупле толстой ветлы на высоте 2,5 м от воды. На дереве он пробыл около 12 суток без пищи.

12. Куница лесная — Martes martes L. В апреле 1947 г. в зоне паводка найдена на сосне мертвая куница. Судя по сохранности тушки, еще не тронутой разложением, гибель зверька произошла незадолго до находки. Вскрытием установлено сильное истощение, полное отсутствие пищи в желудке и неестественное обилие мочи. Травм нет. Причиной гибели куницы, повидимому, послужил паводок. Куница голодала, не находя достаточного количества пищи в кронах деревьев залитого водой леса.

13. Хорек лесной — Mustela putorius L. Обнаружен в разлив 1947 г. на одном из островов заповедника. Присутствие его неоднократно подтверждалось находками свежих экскрементов и непосредственным наблюдением. Встречается в пойме редко.

14. Выдра — Lutra lutra L. Первый раз наблюдалась в 1937 г. на разливе в пойме р. Пры недалеко от Окской поймы. Заметно увеличившаяся за последние годы численность выдры дает основание предполагать, что в условиях среднего течения р. Оки паводок не имеет для нее вредных последствий.

15. Лось — Alces alces L. Лося не очень стесняет вода: он свободно кормится по мелководным местам побегами древесной и кустарниковой растительности и совершает большие переходы по воде. Пойма р. Пры в разлив не служит ему препятствием; он легко преодолевает ее местами вброд, местами вплавь. Однако для отдыха лосю нужны возвышенные, незалитые водой места. Хорошим примером сказанному служат наблюдения 1947 г. На острове в 30 м², кроме барсука, найдены два лося и шесть свежих лежек (количество последних соответствовало числу задержавшихся здесь лосей). В других условиях такого сосредоточения лежек лося на малых площадях наблюдать никогда не приходилось. 12 апреля поднявшаяся всего на 10 см вода залила этот остров. С исчезновением последнего лоси ушли отсюда.

16. Пятнистый олень — Cervus nippon Temminck. В основном придерживается поймы р. Пры, которая разливается на ширину 2—3 км. Пойма имеет много островов, значение которых для пятнистого оленя невелико из-за близости коренных берегов. В пойме р. Оки отмечены три оленя, ушедшие при дальнейшем подъеме воды (1942). Существующие наблюдения дают возможность говорить о хорошей приспособленности оленя к условиям паводка. В этой обстановке поведение его имеет большое сходство с поведением лося (преодоление

вплавь, больших расстояний, использование кормов на мелководных местах разлива).

Перемещения млекопитающих

В самом начале паводка, когда признаки весны заметны лишь в усиленном таянии снега, а нарастание уровня воды в реке незначительно и скрыто еще ледяным покровом, начинаются перемещения млекопитающих. Вода, образующаяся от таяния снега, стекает в понижения и заливает норы мышевидных грызунов. Последние вынуждены уходить на более высокие места. Поднимающаяся в реке вода выходит в понижения поймы и заставляет грызунов переселяться еще выше. Подобную картину мы наблюдали в пойме р. Пры 23 апреля 1941 г. Здесь на снегу были отмечены многочисленные следы мышевидных грызунов, идущие от ивняков и болот к возвышенности, где заметно повысилась их численность.

По мере прибыли воды перекочевки млекопитающих в пойме приобретают все больший размах. Население притеррасной поймы, отступая перед водой, частью выходит на коренной берег, частью оттесняется в пойму. Сложнее обстановка в центральной пойме. Окруженные водой млекопитающие в поисках выхода переходят по еще не залитым местам. Оттесненные от коренного берега и населяющие удаленные от него участки попадают в сходные условия. Вопрос их благополучия решается случайностью — ушедшие на останцы или крупные острова обычно выживают, а задержавшиеся на небольших возвышениях или других неполноценных убежищах чаще гибнут. Переходы млекопитающих все больше и больше ограничиваются прибывающей водой и совершенно затухают уже на островах в пик паводка.

На явление паводка в первую очередь реагируют мелкие виды. Количество воды и размеры млекопитающего находятся в прямой зависимости и определяют собой сроки возникновения переходов. Снеговая вода, скопляющаяся в понижениях поймы, вызывает перемещения мышевидных грызунов, но в то же время она совершенно незаметна для лося.

После спада воды начинается обратный процесс, т. е. освоение поймы. Заселение ее осуществляется с коренного берега, островов спасения и в меньшей степени из случайных убежищ. Для центральных участков поймы очень большое значение имеют острова спасения. Они являются естественными резерватами при заселении поймы после паводка и значительно ускоряют освоение ее мелкими млекопитающими (полевки, мыши, землеройки).

Из года в год млекопитающие поймы переживают паводок — явление, резко изменяющее как их поведение, так и численность. Ежегодно млекопитающие вынуждены быстро уходить от воды на возвышенные участки и затем вновь осваивать пойму. Процесс освоения сложнее и длительнее для мышевидных — популяция их к концу паводка очень разрежена, а сами зверьки неспособны к большим переходам. У видов более динамичных (лось, лисица и пр.) он осуществляется скорее — почти незаметно. И в этом случае наблюдается прямая зависимость перемещений от размеров млекопитающих.

Понятно, что при своих перемещениях во время паводка млекопитающие тяготеют к высоким, не заливаемым участкам поймы и другим местам, которые обеспечивают им безопасное существование. Из этих мест позднее происходит расселение. Отсюда становится понятной роль подобных пунктов — иначе стаций переживания — для млекопитающих пойменных биотопов.

Стации переживания

В пик паводка млекопитающие концентрируются на отдельных островах, которые совершенно заслуженно можно назвать «островами спасения». Они очень разнообразны по величине и растительности. В пойме Оки, наряду с крупными, в несколько сотен гектаров, облесенными останцами, встречаются небольшие — часто меньше одного гектара — луговые острова.

Видовой состав населения островов довольно однообразен. Главные компоненты — мышевидные грызуны, заяц, лисица. В последние годы стала обычной, и даже больше чем обычной, енотовидная собака. Реже здесь можно встретить крота, куньих. Еще реже, как исключение, волка. На крупных облесенных островах встречается лось.

Помимо островов спасения, в пойме существует много возвышений, которые заливаются на разной стадии разлива и даже незадолго до пика паводка. Это временные острова — ловушки. Заливающая временный остров вода заставляет млекопитающих быстро выселяться. Время выселения с того или иного острова определяется его высотой и прибылью воды. С открытых временных островов млекопитающие уходят вплавь, а с облесенных — перебираются в случайные убежища.

Случайные убежища при вынужденных выселениях млекопитающих имеют решающее значение. Они чаще встречаются и равномернее распределены по пойме. К этой группе убежищ относятся: деревья, дупла, пни, плавающие стволы поваленных деревьев, бревна, плавающие кучи сухого хвороста, кусты, наплыв, вершины залитых стогов сена, крыши избушек, развалины кирпичных построек, остатки суши в несколько квадратных метров, которые из-за небольших размеров нельзя назвать островами спасения, льдины и прочие места, дающие приют млекопитающим.

Пользование случайными убежищами отмечено для выхухоли, крота, землеройки, речного бобра, зайцев, водяной крысы, мышевидных грызунов, лисицы, енотовидной собаки, барсука, ласки, т. е. для большинства видов, встречающихся в пойме. Такие звери, как лисица, енотовидная собака и барсук, обычно встречаются в случайных убежищах по одному, а водяная крыса и, особенно, полевки иногда образуют большие скопления.

Типичными особенностями случайных убежищ можно считать очень ограниченную площадь их, недостаток или полное отсутствие пищи и изоляцию хищника от жертвы. Однако и к этим условиям млекопитающие приспосабливаются. В качестве примера можно указать на лисицу, которую находили на дереве, наплыве, куче хвороста и пр., или барсука, обнаруженного между соснами почти у земли и в дупле дерева на высоте 2,5 м от воды. Другое дело — конечный результат такого приспособления. В последнем случае благополучное переживание паводка определяется уже не только качеством случайного убежища. Большое значение приобретают его кормовые возможности.

Появление воды в пойме нарушает нормальную плотность популяций и приводит в результате к большой концентрации млекопитающих на ограниченных участках.

Взаимоотношения в стациях переживания

Собираясь на островах спасения, млекопитающие вступают в тесный контакт между собой. Необычность таких условий, худшая маскировка и скученность создают благоприятную обстановку для хищников. Взаимоотношения хищника и жертвы особенно интенсивны в начале паводка, когда численность скопившихся млекопитающих еще достаточно высока. От хищников в большей степени страдают мышевидные грызуны. Подни-

мающаяся вода последовательно изгоняет их из нор и других укрытий. Лишаясь убежища, они чаще появляются на поверхности и становятся доступнее для хищников, которые активно используют свои преимущества.

В 1941 г. нам пришлось наблюдать массовое уничтожение серых полевок стаей грачей и воронами. Остатки снега, под которыми скопились полевки, быстро таяли, обнажая подснежные ходы зверьков. Полевки все время перебегали, стараясь лучше спрятаться под снегом, так как других укрытий на острове не было, а существующие норы не вмещали всего наличия грызунов. Большая стая грачей и несколько серых ворон, рассевшись на острове, ловили выскакивающих полевок и тут же съедали их. На месте этой охоты остались многочисленные клочки шкурок и шерсти, свидетельствовавшие о бывшем здесь обилии грызунов. Серая ворона часто и одна охотится за полевками и водяной крысой.

Особенно велико значение мышевидных для четвероногих хищников. На островах, занятых лисицей или енотовидной собакой, популяция мышевидных заметно разрежена, а зайцы обычно отсутствуют.

Взаимоотношения между млекопитающими в случайных убежищах наблюдаются реже. Причиной тому служат специфичность убежищ и ограниченное количество обитателей в них. Иногда поведение некоторых сожителей явно враждебное — отмечено агрессивное поведение водяной крысы по отношению к серым полевкам при вселении ее в убежище, занятое последними; иногда беразличное — лисица и енотовидная собака на пнях друг возле друга или совместное обитание лося и барсука на временном острове в 30 м².

Выше говорилось о прямых взаимоотношениях, возникающих при непосредственном соприкосновении млекопитающих. Но иногда взаимоотношения принимают иную форму. Во время паводка, при вынужденном пребывании на деревьях и кустах, водяная крыса в пик своей численности обгладывает кору на громадном количестве ветвей дуба, вяза и ив. Подобная деятельность водяной крысы отрицательно влияет на древесно-кустарниковую растительность, которая, как уже было сказано раньше, имеет большое положительное значение для выхухоли.

Угнетение водой

В паводок типичные сухопутные млекопитающие вынуждены вести полуводный образ жизни. Создавшаяся обстановка неизбежно накладывает отпечаток на их поведение, которое определяется характером убежища. Барсук на острове подпустил нас на 10 м, после чего ушел в воду, а из дупла его вынули руками. Лисица и заяц более сторожки; они предпочитают уходить вплавь и их приходится ловить в воде. Лисица обычно, независимо от качества убежища, ближе 20—30 м не подпускает. Совсем иное поведение у енотовидной собаки. Заметив опасность, она прячет голову и лежит не двигаясь. В этот момент к ней можно подойти вплотную. Только при активном поведении людей она пытается спастись бегством или сходит в воду.

Уцелевшие млекопитающие размещаются на островах спасения и в случайных убежищах. Начинается период долгого переживания паводка и нередкого при этом голодания. Вопрос с питанием особенно обостряется в случайных убежищах. Здесь в лучшем положении находятся растительноядные млекопитающие, которые могут питаться корой. Хищники же обречены на длительное голодание, очень истощающее их. Голодание хищников — обычное явление в годы пониженной численности мышевидных грызунов. В это время даже острова спасения имеют ничтожный запас корма.

На голодающих зверей нередко нападают в массе паразиты, доводящие их до предельного истощения. В 1941 г. на дереве была обнаружена енотовидная собака, пораженная клещами. С нее снято 153 клеща.

На условия паводка млекопитающие реагируют по-разному. Иные приспособлены к нему лучше, другие — хуже. Пользуясь этим признаком, можно всех отмеченных нами в пойме млекопитающих разделить на четыре основные группы:

1. Связанные с водой. Сюда отнесены выхухоль, речной бобр, водяная крыса, выдра — виды, адаптированные к водной среде и связанные с ней в течение всего года. Паводок изменяет их обычные условия обитания, но не настолько, чтобы сделать их непригодными для жизни.

2. Мало стесняемые водой. В эту группу объединяются лось, пятнистый олень, волк — виды, способные переплывать большие водные пространства и, следовательно, уходить из мест, где прибывающая вода ухудшает обстановку.

3. Угнетаемые водой. Эта группа представлена большинством млекопитающих. В нее входят: землеройки, мышевидные грызуны, зайцы, лисица, енотовидная собака, куница, хорек лесной, ласка. Эти млекопитающие к условиям паводка не приспособлены. Дают повышенную смертность. Воды избегают настолько, что встречаются в самых несвойственных им убежищах.

4. Изгоняемые водой. Сюда выделены крот и барсук. Они тесно связаны в течение всего года со своими подземными убежищами и не приспособлены к существованию вне их. Паводок для них является физической преградой — продвинувшиеся в пойму крот и барсук изгоняются водой из своих подземных сооружений. Нормально они могут осваивать кормовые ресурсы поймы только с недоступных для воды мест, на длину своего охотничьего участка.

Такое деление, конечно, схематично и до некоторой степени условно. Явления паводка не статичны, и в максимуме они могут оказаться опасными даже для видов, выделенных в первую и вторую группы.

Жертвы воды

Длительное обилие воды в пойме постепенно изнуряет млекопитающих. Исхудавшие и ослабевшие, выдержавшие многодневную голодовку, а иногда и нападение паразитов, они, попадая из своих убежищ в воду, уже не могут выбраться. Этим нередко объясняются находки мертвых зверей на разливе. Вскрытие их обычно констатирует истощение и пустой желудок.

Среди погибших встречаются также и упитанные экземпляры с наполненным пищей желудком. Причиной их гибели служит непосредственное влияние паводка и отсутствие вблизи стаций переживания. Выселяясь с заливаемых участков, они не могут своевременно достичь убежища и, выбившись из сил, тонут.

Для первой фазы разлива характерен отход млекопитающих в быстром темпе. Продолжая подниматься, вода постепенно изгоняет млекопитающих и с более высоких временных островов. Необходимость выселения, часто в обстановке широко разлившейся воды и при сильном ветре, приводит к гибели многих обитателей временных островов. Преимущественно гибнут мышевидные грызуны, зайцы, но нередко та же участь ждет и енотовидную собаку с лисицей. Вынужденные выселения и связанная с ними гибель переселенцев длятся до пика паводка. После него прямое губительное действие воды в основном прекращается. Во второй фазе разлива гибель животных преимущественно связана с изнурением

от голода. Начавшая убывать вода увеличивает площадь островов спасения, дает возможность млекопитающим выбраться из случайных убежищ на появившуюся сушу.

Следовательно, в первой фазе паводка главной причиной гибели млекопитающих можно считать избыток и подъем воды, а во второй — недостаток пищи. Отход за счет хищников будет третьей причиной, действующей, в отличие от первых двух, на протяжении всего паводка. Кроме того, заметно повышают смертность сильный ветер и нередко наблюдающаяся, особенно в первой фазе разлива, пониженная температура воды и воздуха.

Выводы

1. Во время паводка пойменные биотопы временно претерпевают глубокие изменения. Некоторые из них совершенно заливаются паводковыми водами, другие территориально резко сокращаются. Водой покрывается до 99% всей площади заповедника, подверженной действию паводка.

2. Сроки перемещений млекопитающих зависят от их размеров. Мышевидные грызуны раньше других млекопитающих реагируют на паводок и медленнее заселяют пойму после него. Крупные млекопитающие позднее перемещаются и быстрее осваивают освободившуюся из-под воды пойму.

3. В условиях среднего течения Оки существует две категории стаций переживания: острова спасения и случайные убежища. Острова спасения, кроме того, служат резерватами при заселении поймы млекопитающими после паводка. Особенно велика роль их при освоении поймы мышевидными.

4. Взаимоотношения млекопитающих в стациях переживания возникают на основе питания и убежищ. В остальных случаях совместно обитающие звери обычно индифферентны друг к другу.

5. Всех млекопитающих по их отношению к паводку можно разделить на четыре группы: 1) связанные с водой, 2) мало стесняемые водой, 3) угнетаемые водой и 4) изгоняемые водой.

6. Следствием паводка является повышенная смертность у большинства млекопитающих, населяющих пойменные биотопы, которая прямо пропорциональна высоте и стремительности паводка и обратно пропорциональна размерам млекопитающих. Основные причины смертности — избыток и подъем воды в первой фазе разлива, недостаток пищи и деятельность хищников.

7. Для изучаемой местности типичны ежегодные вертикальные перемещения млекопитающих. Последние в паводок скопляются на возвышениях, а затем расселяются по пойме и вновь отступают на возвышения перед водой следующего паводка. Строго последовательная годичная цикличность таких перемещений млекопитающих является характерной особенностью пойменных биотопов.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

УСЛОВИЯ МАССОВОЙ ГИБЕЛИ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ И ЗАХОРОНЕНИЯ ИХ ОСТАТКОВ В ЗАКАВКАЗЬЕ

Н. К. ВЕРЕЩАГИН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Наблюдать в наши дни массовую гибель диких животных, а тем более последующее захоронение их остатков удается относительно редко. Причиной этому является прежде всего ничтожное количество крупных животных в районах, освоенных человеком. Кроме того, условия массовой гибели и захоронения создаются в особых ландшафтах, как правило трудно доступных и мало исследованных. В связи с этим воссоздание действительных условий массовой гибели и последующего захоронения остатков наземных позвоночных в прежние геологические эпохи чрезвычайно затруднительно [8, 9]. Некоторые из этих ландшафтов существуют в настоящее время в Азербайджане, где автору пришлось наблюдать ряд случаев массовой гибели рептилий, птиц и млекопитающих. Часть наблюдений была уже опубликована [3, 4, 5, 6, 7].

Случаи гибели, сопровождающиеся частичным или полным захоронением остатков погибших животных, далеко не обязательно должны быть одновременными и массовыми. Часто гибель и накопление трупов происходят постепенно, но зато неуклонно. Большинство массовых случаев может быть сгруппировано по главной причине гибели. Таких основных причин в настоящее время три: нефтяное загрязнение поверхности водоемов и суши, зимние заморозки в комбинации с снегопадами, наводнения в виде обширных разливов или селевых потоков. Все эти причины могут взаимно комбинироваться, но оказываются связанными с определенными физико-географическими участками.

Наиболее показательны постоянные случаи гибели и захоронения мелких грызунов, летучих мышей, зайцев, лисиц и множества птиц, насекомых, реже черепах и ящериц в натеках и лужах загустевшей (окисленной) нефти или текучего асфальта, выжимаемых на поверхность давлением пластов или добытых из недр искусственно. Подобные явления наблюдаются регулярно на Апшеронском полуострове и западнее — в центре пустынного Кабристана. Эти случаи подробно описаны нами [6] в связи с изучением известного бинагадинского захоронения. Асфальт действует как прочный клей, улавливая ползающих, бегающих и летающих животных, соприкасающихся с его поверхностью. Привлекательность асфальта для животных обусловлена в зимнее время наличием на его поверхности луж дождевой воды, а в летнее — наличием линз воды в его толще. Кроме того, трупы погибших в нефти животных привлекают трупоядных хищников, а при разложении и мясных мух для яйцекладки. Яйца и личинки мух гибнут вслед затем на различных стадиях, попадая в нефть.

Бинагадинское захоронение было, вероятно, связано в верхнем плейстоцене (предхвалынский цикл трансгрессии Каспия) с наличием подобных нефтеводных ванн в комбинации с отложениями небольших речных и селевых потоков. Аналогичный ландшафт может быть мысленно вос-

создан на Апшероне и ныне при допущении увлажнения климата и прекращении воздействия человека.

В Каспийском море происходит массовая гибель водоплавающих птиц от нефтяной пленки. Небольшое количество погибших рептилий, жуков, пресноводных и сухопутных моллюсков выносится в море речками. Регулярное захоронение остатков выброшенных волной трупов упомянутых животных происходит, например, на пляжах Апшерона и южнее Баку путем заноса песком и битой ракушей, нередко с переслаиванием пронефтеванными пластами зостеры и вперемежку с трупами тюленей, погибших во льдах северного Каспия, рыб, раков и других обитателей моря. Однако гибель от увязания и захоронение крупных наземных животных на побережьях Каспия в наше время возможны лишь в больших толщах вязкого ила в устьях и в приустьевых пространствах некоторых рек и речек.

Массовая гибель уток, гусей, лысух и фламинго от вмерзания в лед и голодовки происходит при замерзании залива им. Кирова (Большой и Малый Кызыл-Агачские заливы). Особенно известны зимы 1924/25, 1948/49 и 1949/50 гг. По данным Управления заповедника им. Кирова, в январе — феврале 1950 г. погибло от замерзания не менее 20 000 фламинго. Небольшое количество фламинго откочевало на юг. Погибли также многие десятки тысяч лысух и тысячи уток и гусей. Полностью вымерзли задержавшиеся на зимовке в Азербайджане султанские курицы.

Выборочность в отношении гибели объяснялась различным поведением отдельных видов птиц. Утки, гуси, лебеди в массе откочевали при заморозке на юг через Иранское плоскогорье, и непосредственная гибель их в Закавказье не носила катастрофического характера. Фламинго, лысухи и султанские курицы были наименее подвижны и наиболее консервативны в смысле выбранного района зимовки. Бо́льшая часть фламинго погибла, вмерзая ногами в лед, на открытой поверхности залива. Часть стад фламинго в начале замерзания залива, поднявшись в пурге в воздух, переместилась на незамерзшие еще, открытые ветрам соленые озера центральной части Муганской степи и занефтеванные заливы и лужи в Сальянской степи, на которых и погибла от обрапления и нефтевания. Захоронение остатков фламинго наблюдалось лишь в немногих участках илистых грунтов.

Зимующая в заливе «морская» популяция лысухи, достигающая здесь к декабрю полутора-двух миллионов штук, также сильно пострадала. Гибель плотных стад — скоплений лысух, препятствовавших некоторое время своими движениями замерзанию воды, происходила в полыньях. Часть лысух гибла, ныряя и оставаясь под льдом, другая вмерзала в толщу льда, третья примерзала к его поверхности. В участках отложений мощных толщ черного, вязкого ила, переслаиваемого выносами речки Виляж-Чай в Малом Кызыл-Агаче, вероятны массовые последующие захоронения трупов лысух и фламинго и единичные захоронения других видов водоплавающих и болотных птиц. Султанки гибли поодиночке в гуще и по окраинам тростниково-камышевых и рогозовых зарослей побережья. На тростниково-рогозовом озере Шильян и некоторых других озерах Куринской низменности зимой 1946/47, 1948/49 и особенно 1949/50 гг. наблюдалась такая же гибель водоплавающих птиц, замерзающих в майнах и присевших на солончаковые обтаявшие окраины [1]. Крайне характерна также массовая гибель и захоронение на дне этого озера в тростниково-нимфейном торфе интродуцированного южноамериканского бобра — коипу, который не переносит ледовых условий.

---

[1] Резкое уменьшение численности водоплавающих птиц, загнездившихся в поймах рек Урала и Волги, которое наблюдалось летом 1950 г., несомненно объясняется массовой гибелью на зимовках в 1948/49 г.

Постоянна гибель и захоронение на дне озер Шильян и Кара-Су шакалов, попадающих в полыньи при охоте на уток, а также остающихся на льду озер при образовании закрайков. Эти хищники не способны проплыть до берега через гущу тростника, когда лед начинает таять.

При большом снегопаде и морозах в январе-феврале 1950 г. в степях Куринской низменности погибло от бескормицы и замерзания множество джейранов. Даже хищники — лисицы и шакалы, несмотря на кажущееся обилие пищи в Куринской низменности в виде погибающих и погибших птиц, совершенно обессиливали от голода и холода и могли бегать только по дорогам и тропам, проложенным в снегу человеком и крупными домашними животными. Они концентрировались близ селений. Захоронение трупов джейранов, лисиц и шакалов в открытой степи происходит, конечно, редко и бывает связано лишь со случайным замыванием их в оврагах или оросительных каналах.

Массовая, но мало заметная гибель мелких грызунов, особенно краснохвостых песчанок и общественных полевок, змей и черепах, происходила до недавнего времени при больших паводках рек Куры и Аракса и затоплении многих тысяч гектаров ровных пространств полупустыни. При прорывах Аракса наблюдалась и массовая гибель кабанов, застигнутых наводнением в тростниках Муганской степи. Бо́льшая часть вытесняемых наводнением животных, впрочем, пожирается крупными птицами, кормящимися вдоль линии наступающей воды. При замывании нор на затопленной территории происходит захоронение части животных, особенно оставшегося под землей молодняка и попытавшихся отгородиться земляной пробкой взрослых грызунов. Такая же гибель происходит иногда при сильных ливнях, затопляющих и заиливающих норы грызунов на огромном пространстве полупустынь [4].

В апреле 1936 г. у подножия восточных склонов Карабаха, граничащих с Мильской степью, автор наблюдал массовую гибель крупных греческих черепах, тонувших в кратковременных селевых потоках. Это происходило в задернованных оврагах, рассекающих наклонную равнину с полынно-злаковыми группировками. В некоторых устьях оврагов мы находили до полутора десятков трупов черепах, лежащих на дне и иногда полузамытых в небольшом конусе выноса. Подобные явления наблюдаются и на юго-восточной окраине Большого Кавказа в Кабристане.

В июне 1949 г., после короткого интенсивного ливня в вершинах оврага Джейран-Кечмас, южнее Шемахи, образовался сель, тащивший шарообразные конкреции и утопивший много мелких животных — жуков, рептилий, тушканчиков, песчанок. Трупы животных откладывались в водомоинах пересыхающего летом оврага за десяток и даже полтора десятка километров от места их смыва. Более мощны по своим масштабам случаи гибели животных и людей при падении снежных и каменных лавин, ледников и развитии явления селей в ущельях южного склона главного хребта. Некоторые примеры селей и лавин в ущельях Кавказа и гибель животных с захоронением их в толще грязи и камней описаны в краеведческой литературе [1, 11].

Специфические случаи одиночной, но перманентной гибели и накопления остатков млекопитающих, амфибий и рептилий характерны еще в районе Апшеронского полуострова. Они постоянно гибнут, попадая в нефтяные скважины и колодцы, служащие для искусственного орошения. Известно и описано попадание в эти колодцы не только мышевидных грызунов или лисиц, но даже и крупных хищников, например, барса, провалившегося, повидимому, через снежную корку [2].

Перечисленные здесь случаи гибели и захоронения наземных позвоночных в связи с их биологическими особенностями показывают большое разнообразие причин и ландшафтных условий, необходимых для совпадения того и другого процесса. Дальнейшее изучение подобных процессов окажет существенную помощь палеонтологам в деле изучения

закономерностей захоронения наземных позвоночных, а также работникам в области прикладной зоологии, разрешающим вопросы динамики численности ценных промысловых животных и вредных грызунов.

Литература

1. Анонимус, Падение ледников с Гимрай-хоха, Изв. Кавк. отд. ИРГО, т. X, № 2-5, 1902.— 2. Бурчак-Абрамович Н. О. и Джафаров Р. Д., Леопард на Апшероне, Тр. Ест.-ист. музея АН Азерб. ССР, вып. IV, 1949.— 3. Верещагин Н. К., Гибель птиц от нефти в Азербайджане, Зоол. журн., т. XXV, вып. 1, 1946.— 4. Верещагин Н. К., Основные экологические черты общественной полевки в полупустынной зоне Азерб. ССР, Тр. Зоол. ин-та АН Азерб. ССР, т. XI, 1946.— 5. Верещагин Н. К., Поведение нутрии при заморозке в Азербайджане, Природа, № 8, 1948.— 6. Верещагин Н. К., Хищные бинагадинского асфальта, Тр. Ест.-ист.. музея АН Азерб. ССР, вып. IV, 1951.— 7. Верещагин Н. К. и Дюнин А. Г., Поведение птиц и млекопитающих при сильном заморозке в Восточном Закавказье, Изв. АН Азерб. ССР, № 7, 1949.— 8. Ефремов И. А., Тафономия — новая отрасль палеонтологии, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, 1940.— 9. Ефремов И. А., Тафономия и геологическая летопись, Тр. Палеонтолог. ин-та, т. XXIV, кн. 1, 1950.— 10. Исаков Ю. А., Экология зимовок птиц на южном Каспии, Тр. Гасан-Кулийского гос. заповедника, 1940.— 11. Насимович А. А., Влияние лавин на растительный и животный мир Кавказского заповедника, Природа, № 7-8, 1938.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ДЕЙСТВИЯ ГОЛОДАНИЯ НА ОРГАНИЗМ ЖИВОТНЫХ

В. Н. ПАВЛИНИН и С. С. ШВАРЦ

Лаборатория зоологии Уральского филиала Академии Наук СССР

I. Введение

В настоящее время для ряда видов животных (главным образом млекопитающих) установлены предельные сроки голодания и те условия, внешние и внутренние, которыми эти сроки обуславливаются. Выяснено, какие органы и ткани животного быстрее подвергаются распаду и служат как бы энергетическими депо для организма в целом. При этом особенно тщательно разработан вопрос о скорости распада белка в отдельных тканях [3, 6, 8, 11 и др.].

В целом проблема физиологического механизма голодания в настоящее время в достаточной мере полно разработана физиологами и биохимиками. При этом, однако, следует отметить, что способность организма переносить голодание — не только физиологическая, но и экологическая характеристика животного. Поэтому эта способность не может определяться в отрыве от изучения образа жизни изучаемого животного. Мы полагаем, что подобные работы должны вестись в полевой обстановке, в обычных для животного условиях существования. В поле трудно ставить опыты с желаемой полнотой, но с этим пока приходится мириться.

Значение работ по изучению голодания мы видим прежде всего в том, что они помогают оценить способность тех или иных видов переживать критические периоды в их жизни, что необходимо для прогноза численности животных, важных с хозяйственной стороны.

II. Материал и методика

Материалом для наших исследований послужили следующие виды: остромордая лягушка (Rana terrestris), озерная лягушка (Rana ridibunda), прыткая ящерица (Lacerta agilis), малый суслик (Citellus pygmaeus), рыжеватый суслик (Citellus major) и крот (Talpa europaea). Условия опыта были для указанных видов несколько различны — этого требует различие в экологии подопытных животных, что в отдельных случаях оговаривается особо.

В опытах регистрировались: падение общего веса, падение веса отдельных органов, изменения в количестве эритроцитов и некоторые другие показатели. Особо останавливаемся на методике получения данных, показывающих падение веса органов. Обычно это делается так: вес определенного органа подопытного животного, подвергшегося голоданию, сравнивается с весом того же органа контрольного животного того же вида, одного пола и веса. Наши исследования веса органов различных животных, проведенные на больших сериях, говорят об очень малой точности подобного метода. Вес таких органов, как сердце, печень, почки, мозг и др., у представителей одной популяции варьирует столь сильно, что нет никакой уверенности, что вес органа подопытного животного до голодания был хотя бы приблизительно равен весу органа контрольного животного. Для иллюстрации сказанного приведем следующие цифры. Коэффициент вариации (v) относительного веса (вес органа к весу тела) сердца для самцов приблизительно одного веса из одной популяции равен для Rana terrestris 22,6, для L. agilis 18,5, для C. pygmaeus 6,7. То же для печени: R. terrestris 33,0, L. agilis 28,2, C. pygmaeus 21,4. Наши данные этого рода, полученные на более чем

2000 объектах (около 150 видов), говорят о том, что значительное варьирование веса органов даже в пределах одной популяции не исключение, а норма.

Исходя из этого, мы приняли следующий метод оценки падения веса отдельных органов при голодании. Показателем падения веса служит превышение среднего относительного веса контрольных особей над относительным весом органа подопытного животного, вычисленного по отношению к исходному весу тела. Другими словами, мы судим о падении веса органа при голодании по падению относительного веса, что дает возможность резко увеличить число контрольных особей, уменьшив тем самым вероятную ошибку. Последнее особенно важно при определении потери веса органов, мало теряющих при голодании.

III. Экспериментальные данные

1. Голодание амфибий. Исследовано 16 особей: 5 R. terrestris и 11 R. ridibunda. Голодающие лягушки содержались в атмосфере абсолютной влажности, так что падение веса не могло происходить за счет резкой потери организмом воды. Подопытный материал взят из искусственных водоемов Степного района Актюбинской области, где проводилась вся работа. Результаты опытов сведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Изменения в общем весе и весе органов при голодании у остромордой лягушки

№ подопытного животного	Пол	Вес в г на 7.VII	Падение веса в % на 10.VII	Сердце			Печень			Примечание
				абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса сердца в % к контрольн.	абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса печени в % к контрольн.	
1	♂	23,6	13,7	0,060	2,5	—	1,170	15,4	—	Для контрольных самцов ($n = 16$) относительный вес сердца 3,1±0,2, печени 41,5±3,4
2	♂	18,6	19,6	0,060	3,2	—	0,850	45,6	—	
M	♂	—	17,1	—	2,8	10,0	—	35,5	16,8	
3	♀	22,7	20,0	0,070	3,1	—	1,680	74,0	—	Для контрольных самок (n=15) относительный вес сердца 3,1±0,15 (*lim.* 2,3—3,9), печени 55,0±3,1 (*lim.* 43,0—71,2)
4	♀	18,4	28,3	0,045	2,4	—	0,670	37,0	—	
5	♀	25,2	19,9	0,060	2,4	—	0,700	27,8	—	
M	♀	—	22,6	—	2,6	13,0	—	46,5	15,4	

Анализ таблиц показывает, что даже краткосрочное голодание вызывает у лягушек заметное снижение как общего веса тела, так и веса отдельных органов. Бросается в глаза исключительно большая потеря веса сердца и относительно незначительная — печени. Наблюдается четкое различие в изменениях, происходящих при голодании у R. terrestris и R. ridibunda. Общая потеря веса у остромордой лягушки и падение веса органов значительно меньше, чем у озерной. Экологический смысл этого понятен. Остромордая лягушка дальше отходит от водоемов и, как показали прямые наблюдения, пересекает при этом значительные пространства, лишенные корма. Описываемый факт указывает на эколо-

Таблица 2

Изменения в общем весе, весе органов и количестве эритроцитов при голодании у озерной лягушки

№ подопытного животного	Пол	Исходный вес в г на 7.VII	Падение веса в % на 10.VII	Сердце			Печень			Почка			Поджелудочная железа			Колич. эритроцитов	Примечание
				абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса сердца в % к контрольн.	абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса печени в % к контрольн.	абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса почки в % к контрольн.	абс. вес в г	вес. в ‰ к исходн. весу	падение веса подж. жел. в % к контрольн.		
1	♂	33,8	21,6	0,060	1,8	—	0,74	21,8	—	0,055	1,6	—	0,050	1,5	—	270 000	Для контрольных самцов ($n = 27$) относительный вес: сердце $= 3,4 \pm 0,1$, печень $= 28,1 \pm 0,82$, почка $= 2,7 \pm 0,14$.
2	♂	33,2	29,0	0,080	2,0	—	0,68	17,4	—	1,550	4,0?	—	0,050	1,4	—	—	
3	♂	33,7	21,6	0,055	1,6	—	0,54	16,0	—	0,070	2,1	—	0,040	1,2	—	370 000	
4	♂	33,4	21,1	0,060	1,8	—	0,58	17,4	—	0,060	1,8	—	0,040	1,2	—	250 000	
5	♂	35,7	22,3	0,080	2,2	—	0,62	17,4	—	0,055	1,5	—	0,050	1,5	—	—	
M	♂	—	23,0	—	1,9	44,0	—	18,0	36,0	—	1,7	37,0	—	1,4	?	300 000	
6	♀	45,8	25,4	0,060	1,3	—	0,95	20,7	—	0,085	1,9	—	0,040	0,9	—	160 000	Для самок ($n = 13$): сердце $= 3,0 \pm 0,1$, печень $= 25,8 \pm 1,3$, почка $= 2,2 \pm 0,11$, поджелудочная железа $= 1,8 \pm 0,1$. Количество эритроцитов: у самцов — 350 000, у самок — 280 000
7	♀	44,4	19,0	0,065	1,5	—	1,10	24,8	—	0,060	1,4	—	0,060	1,4	—	440 000	
8	♀	22,8	19,4	0,060	2,6	—	0,37	16,0	—	—	—	—	—	—	—	420 000	
9	♀	42,6	23,5	0,080	1,9	—	1,20	28,0	—	0,090	2,1	—	0,060	1,4	—	290 000	
10	♀	31,8	23,0	0,055	1,7	—	0,65	20,4	—	—	—	—	0,030	0,9	—	160 000	
11	♀	37,0	29,0	0,065	1,8	—	0,85	23,0	—	0,060	1,6	—	0,015	0,4	—	510 000	
M	♀	—	23,2	—	1,8	40,0	—	22,0	14,7	—	1,5	31,8	—	1,0	44,5	330 000	

Таблица 3

Изменения в общем весе, весе органов и количестве эритроцитов при голодании у прыткой ящерицы

№ подопытного животного	Вес в г на 3.VII	Падение веса в %		Сердце			Печень			Колич. эритроцитов	Примечание
		на 8.VII	на 15.VII	абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса сердца в % к исходн. весу	абс. вес в г	вес в ‰ к исходн. весу	падение веса печени в % к контрольн.		
1	4,78	13	23	0,015	3,1	12,0	0,195	41,0	3,8	890 000	1. Относительный вес сердца контрольных особей ($n = 90$) $3,5 \pm 0,35$‰; то же печени $42,6 \pm \pm 3,6$‰. 2. Среднее количество эритроцитов для контроля $840\,000 \pm 4600$ на 1 м³
2	5,48	22	34	0,015	2,7	23,0	0,210	38,4	12,4	830 000	
3	6,18	21	32	0,015	2,4	31,0	0,220	35,6	16,5	1 050 000	
4	6,33	20	28	0,020	3,2	9,0	0,215	34,0	20,0	1 120 000	
5	6,73	13	15	—	—	—	0,300	44,0	+4,0	1 150 000	
6	6,87	15	28	0,018	2,6	25,7	0,200	29,0	32,0	1 200 000	
7	7,10	15	28	0,010	1,4	60,0	—	—	—	1 300 000	
8	7,60	18	27	0,015	2,0	43,1	0,280	37,0	13,0	1 020 000	
9	8,25	17	29	0,010	2,5	29,0	0,355	44,0	+2,0	1 800 000	
10	11,45	22	29	0,020	1,7	51,5	0,325	28,4	33,0	—	
11	12,60	8	18	0,030	2,4	31,0	0,480	38,0	11,0	1 400 000	
12	12,84	14	23	0,030	2,3	34,5	0,480	37,0	12,0	1 590 000	
13	13,15	17	24	—	—	—	0,460	35,0	18,0	970 000	
14	14,83	17	27	0,040	2,7	23,0	0,460	31,0	27,5	—	
15	15,50	9	19	—	—	—	—	—	—	—	
16	15,20	15	25	0,030	2,0	—	0,470	30,8	28,0	1 020 000	
M	—	$16 \pm 1,04$ $C_r = 26\%$	$26 \pm 1,2$ $C_r = 18\%$	—	$24 \pm 0,16$ $C_r = 23,2\%$	31	31	$34,0 \pm 0,25$ $C_r = 25\%$	8,4	$1\,150\,000 \pm 76\,000$ $C_r = 24.6\%$	

гическую обусловленность физиологических различий между видами одного рода. Озерная лягушка медленнее заселяет новые водоемы, повидимому, и вследствие меньшей устойчивости к голоданию.

2. Голодание рептилий. Подопытный объект — прыткая ящерица. Опыты проводились в комнате, при температуре около 20°. Голодающим ящерицам воды не давали. Мы считали необходимым вести опыты именно в таких условиях, так как в засушливых районах, подобных району наших работ, ящерицы получают воду с пищей; недостаток корма влечет за собой и недостаток воды. Под опыт были взяты исключительно самцы. Большое количество обследованных объектов позволяет обратить внимание не только на абсолютные цифры падения в весе голодающих особей, но и на их колебание. Коэффициент вариации падения в весе, как видно из табл. 3, равен 18%. Несомненно, что это указывает на очень большое сходство в темпах распада запасных веществ и общего обезвоживания у отдельных особей, на большую однородность физиологического состояния у животных одной популяции. Это подчеркивается и относительно небольшими колебаниями в падении веса отдельных органов (табл. 3).

Отсутствие поступающей в организм воды обусловило резкое повышение количества эритроцитов в крови голодающих ящериц. Для нормальных особей из обследуемой популяции среднее число эритроцитов равно 840 000 $\pm$ 4 600 в 1 мм³ крови при $v = 24\%$. При голодании в отсутствие воды у ящериц наблюдается повышение количества эритроцитов в среднем на 37%. Вязкость крови при этом значительно увеличивается, что естественно увеличивает и нагрузку на сердце. Падение веса сердца очень значительно, намного превышает то, что мы знаем относительно млекопитающих. Для отдельных особей оно превышает 60%. Не подлежит сомнению, что в значительной мере это падение обуславливается потерей воды тканями сердечной мышцы, но нам кажется вероятным, что у более примитивных амфибий и рептилий важные органы менее защищены от голодания, чем это имеет место у млекопитающих.

Данные по падению веса печени столь определенны, что не оставляют сомнения, что у рептилий (равно как и у амфибий) печень теряет при голодании относительно мало. Явление — обратное тому, что известно относительно млекопитающих.

Таблица 4

Изменение веса тела кротов при голодании

№ подопытного животного	Дата опыта	Возраст	Пол	Вес в г перед опытом	Изменения веса				Смерть наступила		
									через	при потере веса	
										в г	в %
108	28.V—8.VI	ad.	♂	126,1	—	—	—	81,9	10 сут.	44,2	35,1
114	11—19.VI	„	♂	116,3	103,8	96,6	96,6	92,9*	—***	23,4	20,1
1220	15—16.VIII	juv.	♂	95,6	—	—	—	84,3	15 ч. 30 м.	11,3	11,8
1242	9—10.IX	„	♀	49,8	—	—	—	44,2	17 час.	5,6	12,3
1714	8—9.VIII	„	♂	106,9	95,6	93,8	90,0	89,8**	14 ч. 30 м.	7,0	7,2
1715	8—9.VIII	„	♂	81,1	—	—	66,5	65,2	14 час.	7,2	10,0

* Последовательные взвешивания производились 12.VI, 13.VI, 18.VI, 19.VI. ** Взвешивания производились в 13 ч. 30 м. (исходное), в 17 ч. 40 м., 18 ч. 50 м., 21 ч. 53 м., 4 часа, *** Через 8 суток крот был жив.

Таблица 5

Изменения в общем весе и весе органов при голодании у сусликов*

№ подопытного животного	Вид	Пол	Возраст	Время голодания	Исходн. вес тела	Потеря веса в %		Сердце			Печень			Почка			Примечание
						в середине опыта	в конце опыта	относит. вес		падение веса в %	относит. вес		падение веса в %	относит. вес		падение веса в %	
								опытн.	контрольн. ($n = 10$)		опытн.	контрольн.		опытн.	контрольн.		
46	Citellus pygmaeus	♂	ad.	3—11.VII	238,5	24,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Убежал
94	То же	♂	„	9.VII—7.VIII	261,4	39,4	65,4	2,4	3,4	29,6	10,5	34,1	75,6	2,2	3,3	33,3	Погиб от истощения
171	„ „	♀	„	23.VII—7.VIII	206,5	44,8	55,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7.VIII началось кормление
145	„ „	♂	subad.	18—21.VII	161,3	14,4	35,8	3,4	4,1	17,1	22,4	48,6	53,9	4,7	5,6	16,1	Погиб
95	„ „	♀	„	9—13.VII	107,3	21,5	36,2	3,0	4,1	27,0	23,4	48,4	51,6	4,0	6,0	33,3	„
172	„ „	♀	„	23—28.VII	122,7	24,9	46,6	3,5	4,2	16,6	17,1	48,6	64,8	3,8	5,4	29,6	„
189	„ „	♀	„	28.VII—1.VIII	122,4	22,5	4,3	3,0	4,1	27,0	30,2	38,4	37,5	7,6	—	?	„
93	C. major	♂	„	4—16.VII	395,7	26,2	47,3	2,8	4,4	36,4	13,3	48,0	71,0	3,4	5,2	34,6	„

* Контрольные животные подбирались для каждого эксперимента отдельно, соответственно весу подопытного животного.

Во время опытов ящерицы находились в активном состоянии, хотя по мере продолжения голодовки движения их делались все более медленными и реакция на опасность все более вялой. До полной гибели животного мы опыт не доводили, так как интересовались тем его состоянием, при котором оно еще способно выжить в естественной обстановке. В первый период голодания падение веса идет более быстро, затухая по мере продолжения опыта.

3. Голодание млекопитающих. Объекты исследования — крот, малый и рыжеватый суслики.

Наше рассмотрение начнем с крота. По независящим от авторов причинам исследование не сопровождалось изучением изменений, происходящих в его органах. Наши данные суммированы в табл. 4.

При частичном недостатке корма кроты могли жить 8—10 суток, в случае полного голодания они погибали через 14—17 часов после последнего кормления. При гибели кротов от длительного недостатка корма потеря в весе доходила до 35,1%, во втором случае — только до 12,3%. Крот не способен к длительному полному голоданию, но может выносить продолжительное время частичное голодание. Основное падение веса тела крота при полном голодании (82—97%) приходится на первую половину периода голодания. Кроты издыхают через 9—13 часов после исчезновения пищи из пищеварительного тракта. Отложения подкожного жира у голодающего крота всегда исчезают полностью в короткий срок. Вес подкожного жира у него равняется 2—3 г. Так как это составляет 40—50% от веса, теряемого кротом за весь период голодания, то на долю углеводов и белков приходится 50—60%, т. е. всего 3—5 г.

Иная картина наблюдается при голодании сусликов. В литературе уже отмечалась способность сусликов поддерживать активное состояние даже при длительном голодании. Так, по записи В. С. Бажанова (цит. по Огневу [4]), взрослые рыжеватые суслики, помещенные в маленьких садках, не получая ни пищи ни воды, прожили, оставаясь внешне бодрыми,— самец средней упитанности 15 дней, очень жирный самец 39 дней, самка средней упитанности 5 дней. Наши опыты также велись в отсутствие воды, так как именно в таких условиях проходит голодание сусликов в естественных условиях. Результаты опытов суммированы в табл. 5 и 6.

Таблица 6

Изменения в количестве эритроцитов и гемоглобина при голодании у сусликов

№ подопытного животного	Вид	Дата	Колич. эритроцитов в 1 мм³	Колич. гемоглобина в %
94	C. pygmaeus	9.VII	3 570 000	80
	„ „	18.VII	4 170 000	64
	„ „	23.VII	4 320 000	68
	„ „	2.VIII	5 520 000	—
	„ „	4.VIII	4 840 000	70
95	„ „	9.VII	2 650 000	57
	„ „	13.VII	2 180 000	44
93	C. major	9.VII	3 400 000	—
	„ „	16.VII	3 940 000	80

Максимальная продолжительность голодания у малого суслика — 29 дней, средняя около 10—18 дней. Для молодых особей этот срок значительно сокращается — до 3—5 дней. Голодная смерть молодых сусликов наступает при меньшей потере как общего веса тела, так и веса отдельных органов. Это свидетельствует о меньшей способности молодых

особей к использованию внутренних ресурсов организма. Падение общего веса тела происходит более равномерно в течение всего периода голодания, чем у крота. Падение веса печени значительно, но в общем укладывается в соответствующие величины, известные для млекопитающих. Падение веса сердца велико, что несомненно связано с потерей воды.

Особо следует отметить меньшую способность к голоданию у рыжеватого суслика. Смерть у него наступила после недели голодания при примерно такой же потере веса, как у малого суслика после месячного голодания. То же можно сказать и относительно потери веса отдельных органов (табл. 5). В течение всего опыта температура тела сусликов (измерение температуры производилось в прямой кишке) не падала ниже 30°, при температуре окружающего воздуха 18—20°. Доведенный до крайнего истощения суслик способен при переходе на полный рацион возвратиться к нормальной жизнедеятельности.

IV. Обсуждение результатов

Голодная смерть животного обуславливается, естественно, отсутствием поступающих в организм веществ, необходимых для поддержания жизненных процессов. Однако между гомойотермными и пойкилотермными животными в этом смысле имеется важное различие. Смерть гомойотермного животного часто наступает не вследствие израсходования всех энергетических запасов, а вследствие неспособности поддерживать при отсутствии пищи температуру в тех пределах, в которых возможна жизнь теплокровного. На птицах показано, что если при температуре 30° животное гибнет от голода, потеряв до 40% своего веса, то при более низких или высоких температурах быстрая гибель птицы происходит при ничтожной потере веса тела (5—6%) [8]. В этих случаях смерть при отсутствии питания происходит, собственно, не от «голода», а от охлаждения или перегрева, так как при отсутствии пищи птица не в состоянии поддерживать терморегуляцию. У крота с его минимальной способностью к терморегуляции [17] смерть тоже, повидимому, происходит при полном голодании при любой температуре тела. Именно поэтому нам кажется особенно важным, что при частичном голодании крот не отличается от других млекопитающих в способности использовать свои энергетические запасы, теряя до 35% первоначального веса и сохраняя способность восстановить его. В естественных условиях крот вряд ли существенно отличается от других животных по своей способности переживать периоды недостаточного питания.

Рептилии и амфибии, для которых снижение температуры тела не влечет летальных последствий, способны переносить очень длительное голодание даже в состоянии внешней бодрости. При этом, однако, их активность заметно снижается, животное теряет способность быстро реагировать на внешние условия, что в природе несомненно влечет за собой гибель от врагов.

Обращает на себя внимание факт значительной потери веса сердца у голодающих рептилий и амфибий. Несомненно, что в значительной мере это объясняется потерей сердечной мышцей воды, но так как опыты с амфибиями велись в атмосфере абсолютной влажности, то ясно, что обезвоживание — не единственная причина потери веса сердца. Мы склонны думать, что у гадов нет еще столь четкой регуляции в распределении питательных веществ, поэтому сердце у них теряет в весе значительно больше, чем у млекопитающих и птиц. Косвенным подтверждением этого является тот факт, что у сусликов, голодающих также в отсутствие воды, сердце теряет в весе значительно меньше, чем у рептилий, безусловно хорошо защищенных от испарения.

Все авторы, работающие над вопросом голодания у млекопитающих, отмечали быстрое падение веса печени. Согласно новым данным, печень является не только энергетическим депо, но и белковым. Белок печени млекопитающих уже в первые сутки голодания подвергается распаду, служа важным источником эндогенного питания организма [3, 6, 8, 10]. Способность печени млекопитающих быстро расходовать свой белок является, видимо, одной из причин, обеспечивающих во время непродолжительного голодания нормальную работу тех органов, которые необходимы для поддержания нужного уровня обмена веществ. У рептилий печень, видимо, не имеет этого значения: при равных условиях голодания печень ящериц теряет в весе почти в 6 раз меньше, чем печень сусликов.

Млекопитающие при любых условиях поддерживают относительное постоянство температуры тела. (В периоде спячки имеют место иные явления — их мы здесь не касаемся.) В случае голодания эта способность некоторое время реализуется благодаря очень четкому распределению питательных веществ в организме. Для пойкилотермных животных в этом нет еще необходимости — этим и может быть объяснено различие в «голодании» отдельных органов у гадов и млекопитающих.

Внутри классов способность переносить голод различна у различных представителей и безусловно связана с их экологией. Иллюстрацией этого могут служить опыты по голоданию озерной и остромордой лягушек, малого и рыжеватого суслика и крота.

Выводы

1. Способность переносить голодание является отражением экологии вида, отражением взаимоотношений организма со средой. Это свойство следует оценивать не только по предельным срокам полного голодания, но и по способности животного поддерживать во время голода нормальную реакцию на внешние условия.

2. При голодании в отсутствие воды у пойкилотермных и гомойотермных животных наблюдаются качественно различные изменения в состоянии внутренних органов. Эти различия объясняются более совершенной реакцией млекопитающих на недостаток корма.

Литература

1. Калабухов Н. И., Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации, Журн. общ. биологии, т. VII, вып. 6, 1946.— 2 Коштоянц Х. С., Основы сравнительной физиологии, 1940.— 3. Никитин В. М., Распад и регенерация белков в органах белых крыс в онтогенезе, Уч. зап. Харьк. гос. ун-та, т. XXV, Тр. Ин-та биологии, 1947.— 4. Огнев С. И., Грызуны, 1947.— 5. Савельев А., Влияние голодания на пищеварительные органы хряков, Свиноводство, № 9, 1937.— 6. Addis T., Poo L., Wilew, The rate of protein formations in the organs and tissues of the body, J. Biol. Chem., 116, No 1, 1938.— 7. Groebbels F., Untersuchungen über den Stoffwechsel im Igel u. Maulwurf, Pilügers Arch., Bd. 213, Nr. 3/4, 1926.— 8. Harrison H. C., Long C. N., The regeneration of liver protein in the rate, J. Biol. Chem., 161, No. 2, 1945.— 9. Kendeign S. C., Resistance to hunger by birds, J. Wildlife Managem., 9 (3), 1945.— 10. Kosterlitz H. W., Nature, vol. 54, 207, 1944.— 11. Lathoni R. M., Differential ability of male and female game birds to withstand starvation and climatic extremes, J. Wildlife Managem., 11, 139, 1947.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ЗАМЕТКИ ПО БИОЛОГИИ СУРКА МЕНЗБИРА (MARMOTA MENZBIERI KASCHK.)

П. А. ЯНУШКО

Заповедник Аксу-Джабаглы

О сурке Мензбира — эндемике западного Тянь-Шаня — сведения крайне скудны; поэтому не лишены интереса некоторые данные, собранные мною в местах обитания этого зверька вблизи заповедника Аксу-Джабаглы. Необходимо отметить, что на территории заповедника в течение 1938 г. и 1941—1946 гг. сурков Мензбира не имелось.

Нами добыты в летнее время, с 24 мая по 16 августа, 19 взрослых сурков (11 самцов и 8 самок). Размеры и вес сурков приведены в таблице.

Размеры и вес сурков

Показатели	Самцы			Самки		
	от	до	в среднем	от	до	в среднем
Общий вес, г	2500	4100	3064	2000	4000	2966
Длина туловища, мм	420	480	447	410	500	441
Длина хвоста, мм	85	120	101	85	130	99
Длина ступни, мм	75	85	77	65	84	75
Высота уха, мм	20	27	24	18	25	21
Кондило-базальная длина черепа, мм	85,5	92,0	88,4	79,3	89,5	84,5
Скуловая ширина, мм	52,3	58,7	56,1	51,0	58,0	54,3
Слуховая ширина, мм	40,5	42,9	41,4	37,9	41,4	39,7
Длина носовых костей, мм	32,8	36,3	34,8	30,4	35,0	33,0
Ширина носовых костей, мм	14,0	15,9	15,2	13,5	16,6	14,8
Высота в области bul. oss., мм	27,4	30,7	29,0	25,7	29,3	27,8
Длина верхнего ряда зубов, мм	21,0	22,0	21,5	20,4	22,0	21,0

Таким образом, сурки Мензбира в общем несколько крупнее, чем было указано в литературе ранее [2, 4]. Самцы крупнее самок.

Места обитания и размещение по биотопам. Сурки Мензбира населяют альпийскую зону и только местами заходят в верхнюю часть субальпийской зоны. В этом отношении они отличаются от серых сурков M. baibacina и красных сурков M. caudata, поселения которых охватывают альпийскую, субальпийскую и луго-степную зоны. Сурков Мензбира с полным правом можно назвать высокогорными животными.

Наиболее охотно сурки селятся на альпийских лугах с мелкоземистым грунтом. Много сурков и на лугах, усеянных большим количеством мелких и крупных камней на поверхности. Сурки селятся и на участках высокогорной степи; когда в конце лета степная растительность выгорает, сурки кормятся на ближайших луговых участках. В биотопе каменистых

обнажений сурки селятся на небольших площадках луга среди выходов скал или крупнокаменистой осыпи, устраивая свои норы на площадке или в расщелинах, заполненных наносным мелкоземом. В летнее время жилые норы сурков имелись даже под нагромождением крупных камней на руслах ручейков, причем камни совершенно скрывали ручей. В местах с очень плотным или каменистым грунтом, где устройство нор крайне затруднено, как, например, водораздельные гряды и мелкокамени-

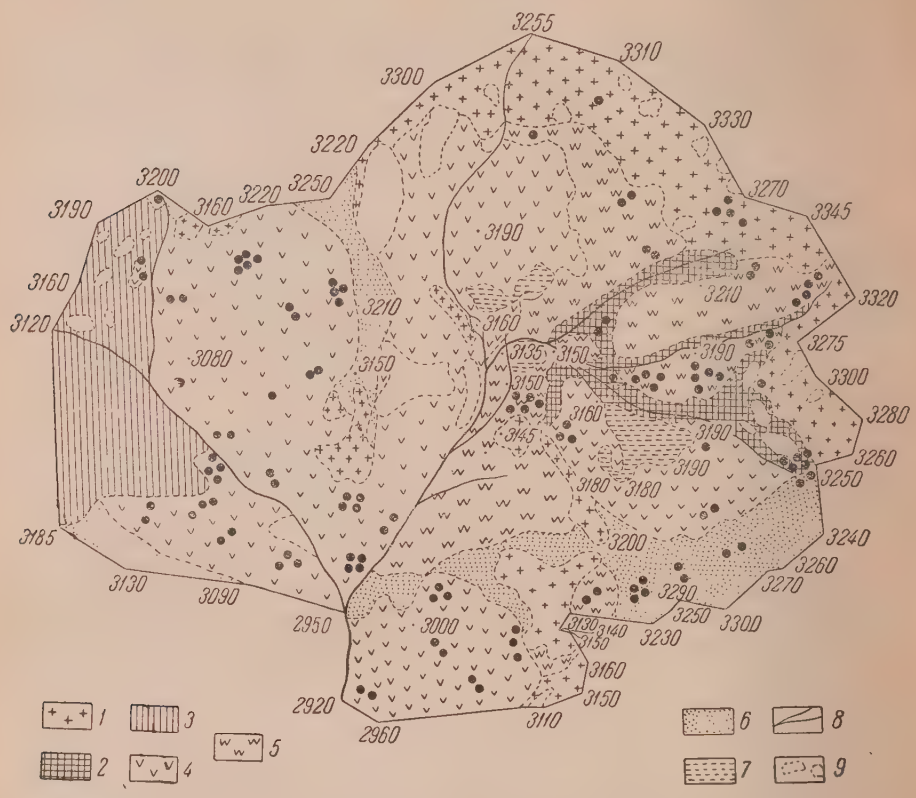


Рис. 1. План участка местности в верховьях р. Сары-Айгирь (Таласский Алатау), занятого поселением сурков Мензбира. Конец июля 1946 г.

Каждый кружок обозначает одного сурка. Цифры на плане — высота места над уровнем моря в метрах. *1* — выходы скал, *2* — крупнокаменистые осыпи, *3* — мелкокаменистые осыпи, *4* — луга без камней на поверхности, *5* — луга с большим количеством камней на поверхности, *6* — степные участки, *7* — болотистые места (сазы), *8* — реки и ручьи, *9* — пятна нерастаявшего снега

стые осыпи, сурки не селятся или же встречаются крайне редко. Представление о размещении сурков Мензбира по биотопам дает приложенный план одного участка местности в верховьях р. Сары-Айгирь (рис. 1). Путем длительных наблюдений на этот план нанесено размещение сурков в летнее время. Плотность сурков в этом участке была равна примерно 1 зверьку на 1 га (на площади в 121 га находилось 119 сурков). Это одно из густо населенных мест. Подсчеты сурков в течение непродолжительного времени в других местах, также богатых зверьками, дали 0,6—1,2 головы на 1 га. Такой плотности, какая наблюдалась у серых сурков— до 36 голов на 1 га [3],— у сурков Мензбира встречать не приходилось.

На рис. 2 приводим фото стации сурков Мензбира в верховьях р. Сары-Айгирь.

По рассказам старожилов-охотников, сурков Мензбира раньше было значительно больше. По сообщению наблюдателя заповедника Г. Хатунцова, в прошлом охотника, в 1930 г. в районе верховий рек Угама, Сары-Айгир и Каска-Су сурков было так много, что он один добывал в день по 30—40 зверьков; другой наблюдатель заповедника — Е. Устименко сообщил мне, что в 1933 г. группа охотников, в которую входил и он, за неделю добывала до 750 зверьков. В 1938 г., когда я впервые посетил эти места, бригады охотников из 3—4 человек добывали в день всего только по нескольку штук сурков каждая. Причины уменьшения количества сурков точно неизвестны, но нет сомнения в том, что в этом повинен и усиленный вылов их.

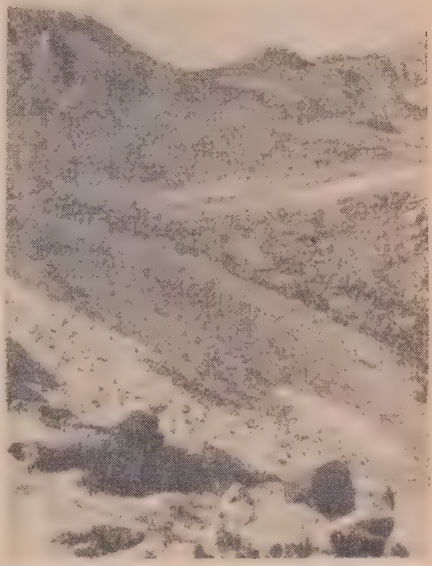


Рис. 2. Стации сурков Мензбира. Верховья р. Сары-Айгирь (Таласский Алатау). Середина сентября 1946 г. Высота местности 3000 3300 м над уровнем моря. Фото автора

В верховьях речек Сары-Айгирь и Каска-су (притоки р. Сайрам) сурки Мензбира обитают в тесном соседстве с красными сурками. Последние в этих местах обитают в альпийской и субальпийской зонах. Поселения сурков этих двух видов соприкасаются. Неоднократно приходилось видеть сурков Мензбира и красных сурков, сидевших у своих нор на расстоянии 100—150 м друг от друга. Один раз были даже убиты два зверька — сурок Мензбира и красный сурок, которые сидели рядом на большом камне. Гибридных форм встречать не приходилось.

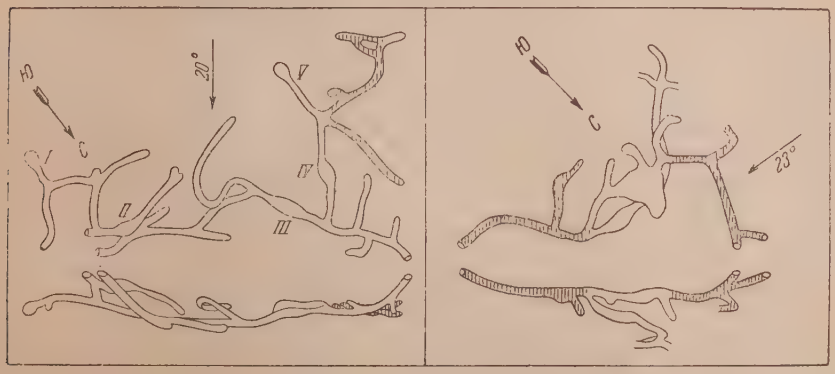


Рис. 3. Жилые норы сурков Мензбира. Верховья р. Сары-Айгирь (Таласский Алатау). 3000—3150 м над уровнем моря

Раскопаны 6—14 сентября 1946 г. Масштаб 1 : 100. Верхняя часть рисунка — план, нижняя — вертикальная проекция. Заштрихованы забитые землей ходы

Норы сурков Мензбира. Сурки Мензбира устраивают норы двух родов: жилые, где они живут постоянно или сезонно, и так называе-

мые временные, которыми они пользуются, прячась в них при опасности, когда во время кормежки отходят далеко от жилой норы. На рис. 3 и 4 видно строение нор сурков Мензбира. Диаметр ходов нор 15—17 см. Площадь, занимаемая жилой норой, от 15 до 70 м². Протяжение ходов от 15 до 30 м. Площади, занимаемые временными норами, и протяжение ходов в них значительно меньше, чем у жилых нор, строение их гораздо проще. Жилые гнездовые камеры в летних норах находились на глубине 50—130 см.

Необходимо заметить, что нами раскапывались норы, в которых сурки жили летом, причем выбирались не особенно обширные, примерно среднего размера. Из зимовочных нор раскапывалась только одна, но и та не полностью (нора № 2): на глубине в 230 см ходы уходили вниз под пласт сцементировавшейся гальки, и добраться до жилого гнезда не удалось. В общем же, судя по нашему материалу (5 летних нор и 1 зимовочная), строение нор у сурков Мензбира сходно с таковым у других видов горных сурков — M. baibacina и M. caudata [1, 3] и не уступает им ни в сложности строения, ни в размерах.

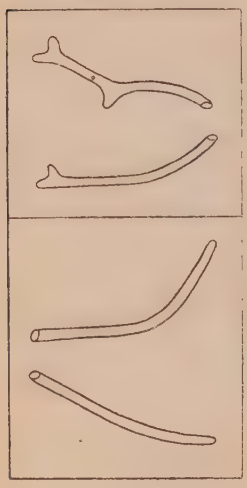


Рис. 4. Временные норы сурков Мензбира. Таласский Алатау. Масштаб 1 : 100

В вертикальном разрезе грунта места раскопок нор ясно выделялось 3 горизонта: а) верхний, толщиной до 25 см, хотя и мелкоземистый, но задерненный, с большим количеством толстых и очень прочных корней трав, крепко державшихся в почве; б) второй горизонт состоял из довольно рыхлого мелкозема с большим количеством крупных и мелких камней, причем размеры камней и относительное количество их увеличивалось с глубиной; толщина этого горизонта до 2 м; в) третий горизонт — пласты сцементировавшейся гальки и более крупных камней; начинался он приблизительно на глубине 2 м. Грунт в местах раскопок сверху сухой, но чем дальше вглубь, тем становится влажнее и на глубине 2 м уже сырой; в одном из ходов норы, где сурки зимовали, он был даже мокрым.

Образ жизни и поведение. Суточный режим и поведение сурков Мензбира очень сходны с таковыми других горных сурков — M. baibacina и M. caudata. Так же как и последние, сурки Мензбира весной и летом, утром и вечером пасутся, в середине дня уходят в норы, а некоторые отдыхают, лежа около норы или на ближайшем камне.

Сурки Мензбира очень осторожны, врагов замечают издалека, и появление движущегося объекта вызывает тревожный крик зверьков. Однако сурки мало боятся домашнего скота и спокойно пасутся в его присутствии. Живут сурки семьями. Молодые живут с родителями не менее 2 лет. Только, повидимому, на третьем году жизни они покидают родительскую нору. Каждая семья придерживается определенного района, но агрессивных или хотя бы неприязненных настроений по отношению к членам другой семьи замечать не приходилось.

В августе активность сурков начинает резко сокращаться; зверьки становятся менее подвижными, реже выходят на поверхность, наевшись быстро уходят в норы; некоторые сурки в этот период не выходят из нор по нескольку дней и потому количество сурков, которых можно увидеть на поверхности, также начинает резко уменьшаться. В первой половине сентября на поверхности удается увидеть в день всего по нескольку сурков на площади, на которой летом насчитывалось их более сотни.

С середины сентября сурки начинают впадать в спячку; в это время

имелись уже норы с забитыми изнутри выходами. У содержавшихся в неволе 9 сурков первые признаки впадения в спячку были замечены 2 октября. 21 октября сурки начали засыпать окончательно. Пища им в течение нескольких дней уже не давалась. Все сурки зарылись в солому. Они вялы, сонны, глаза закрыты, дышат и реагируют на прикосновение, но уже не сидят, а лежат. 24 октября сурки, за исключением одного молодого, крепко спали. Через несколько дней уснул и молодой сурок. Объездчик Сайрамской лесной дачи Полищук, много лет работающий в этих местах, сообщил мне, что окончательно сурки впадают в спячку только к 20 октября; до 20 октября ему неоднократно приходилось видеть в теплые ясные дни еще не уснувших сурков.

Ко времени залегания в спячку сурки сильно жиреют: вес подкожного и внутреннего жира достигает 900 граммов.

Просыпаются сурки от спячки весной, но точные сроки установить не удалось. По словам охотников, сурки выходят из спячки примерно 5 апреля. Другие лица, в частности упоминавшийся ранее т. Полищук, утверждают, что сурки просыпаются в середине марта и выходят из нор, пробивая толщу снега. В том, что сурки выходят из нор, когда еще лежит снег, я убедился лично, найдя во второй половине мая в снегу несколько нор, в которых жили сурки. Содержавшиеся в неволе сурки окончательно проснулись в начале мая, когда в местах их обитания еще почти повсюду лежал снег. Некоторые из содержавшихся в неволе сурков зимой просыпались и бодрствовали иногда по нескольку дней; если им в это время давали корм, то они охотно его поедали. Замечено, что некоторые просыпавшиеся зимой сурки жевали солому из гнезда. Сроки засыпания и пробуждения сурков Мензбира в природе примерно совпадают со сроками, установленными Б. Кузнецовым [3] для M. baibacina и M. caudata, обитающих в высокогорных местах их ареала.

Повидимому у сурков, если не у всех, то у части, существуют сезонные перекочевки и не всегда они засыпают в той норе, где жили летом. В одной из раскопанных в сентябре нор, где жила в течение всего лета пара сурков, зверьков не оказалось — они ушли для спячки в другую нору. Замечено также, что некоторые сурки, жившие на небольших площадках луга среди осыпи крупных камней, не возвращались в норы до наступления полной темноты, скрываясь где-то среди камней.

Размножение сурков и состав стада. Сведения о размножении сурков крайне скудны. Беременных самок добыть не удалось. Щенение к 15 июня повидимому полностью заканчивается, так как среди четырех вполне взрослых самок, добытых 15—17 июня и 5 июля, беременных не оказалось. Выход молодняка на поверхность впервые замечен 5 июля, т. е. примерно в то же время, что у серых сурков, и немного позже, чем у красных сурков [3]. Сурчата легко отличаются не только размерами туловища и весом, но еще и тем, что они очень доверчивы и человека подпускают почти вплотную. В популяции сурков Мензбира по материалу, собранному летом (15 июня — 20 августа), легко выделить 3 возрастные группы:

1-й год жизни: длина туловища	220—280 мм,	вес 195—785 г
2-й „ „ „ „	310—360 „	„ 900—1600 „
3-й „ и старше „ „	380—500 „	„ 2000—4100 „

На площади, показанной ранее на плане, молодняк был только в 7 норах. Во всех случаях было по 2 сурчонка. Вообще более 2 молодых в норе встречать не приходилось и в других местах. Повидимому, у сурков Мензбира количество молодых ниже, чем у красных сурков, у

которых, по данным Кайзера [1], количество молодых обычно равно 2—3. Прирост стада невелик и ниже, чем у серых и красных сурков. На стадо в 105 голов (включая и однолеток) вновь родившихся только 14 голов, т. е. примерно 13%.

Среди добытых сурков оказалось: ♂♂ ad. 14, ♂♂ subad 2, ♂♂ juv. 6, ♀♀ ad. 13, ♀♀ subad. 5, ♀♀ juv. 2. Следовательно, соотношение полов примерно равно 1 : 1.

Питание. Наблюдениями на местах выпасов сурков установлено, что зверьками в очень большом количестве поедается гречишка Polygonum hissaricum. Сурки поедают только кусочек стебля ниже цветка, остальное отбрасывается. Около нор и на местах жировок во множестве лежат верхушки стеблей гречишки с цветами, брошенные сурками. Создается впечатление, что гречишка в местах наблюдений являлась основным кормом сурков. Поедают сурки также молодые всходы гречишки и сохраняющиеся зимой ростки, добывая их из-под слоя отмерших стеблей и листьев. В значительном количестве поедается сурками очиток Sedum Kirillowi, в большом количестве произрастающий в этих местах. У очитка, так же как и у гречишки, поедается кусочек стебелька ниже цветка (плодов); остальное сурки не трогают, и откушенные верхушки остаются на месте жировки. Очень охотно и много поедается низкорослой Chorispora macropoda, устилающей в некоторых местах сплошным ковром склоны и площадки. Охотно также поедают сурки молодые всходы злаков и осок, когда они еще сочны и зелены. Изредка поедают плоды, листья, луковички и верхнюю часть стебелька ниже цветка тюльпана — Tulipa dasistemon. Редко поедаются кусочки стебелька ниже цветка у мытника Pedicularis sp. и верхушки листьев лука — Allium monodelphum и одуванчика Taraxacum alpinum. В неволе сурки очень охотно ели люцерну, менее охотно клевер, охотно яблоки, вишни, мякоть и корки арбузов и дынь, молодую кукурузу, капусту, печеный хлеб. В неволе суркам воды совершенно не давали. В природе я ни разу не видел, чтобы зверьки пили воду.

Линька. У сурка, добытого 24 мая, линька еще не начиналась. Сурки, пойманные 15 июня и позже, находились в стадии линьки. Начинают линять сурки со спины; постепенно линька захватывает остальные части тела. Позже всего линяют верх головы и хвост. Линька затягивается до впадения сурков в спячку. Вообще среди всех добытых сурков (до 22 августа) окончательно вылинявших не оказалось. Сурки, содержавшиеся в неволе и уснувшие, окончательно не вылиняли: у всех взрослых уснувших сурков не вылинял полностью или частично хвост, а у некоторых верх и бока головы и на небольших участках спины при основании хвоста сохранились старые волосы.

Враги и паразиты сурков. Врагами сурков Мензбира являются барсы, лисицы и беркуты, а также волки и медведи, но последние наносят небольшой урон, так как этих хищников здесь немного.

Зараженность сурков паразитами значительна. Из 23 исследованных зверьков только у 1 сурка паразиты не были найдены. Блохи найдены на 18 сурках, клещи на 2 зверьках, нематоды в тонких кишках у 3 сурков, нематоды в толстых кишках у 5 сурков, нематоды в слепой кишке у 10 сурков и цестоды в тонких кишках у 3 сурков. И. Г. Иофф, которому были переданы сборы блох, нашел, что на сурках Мензбира паразитируют главным образом специфичные для этого зверька блохи Ceratophyllus (Litellophyllus) menzbieri Joff sp. n. Найдены, кроме того, в небольшом количестве Rhadinopsilla ventricosa и Oropsylla silantievi и в единичных экземплярах Chaetopsylla homoeus и Amphipsylla sp. А. А. Спасским, К. М. Рыжиковым и В. Е. Судариковым, которым были переданы сборы гельминтов, установлено, что на сурках Мензбира паразитируют цестоды вида Paranoplocephala transversaria (Krabbe,

1879) Baer, 1927. Из нематод имелись в значительном количестве аскариды — Ascaris tarbagan Schulz, 1931 и оксиураты, специфичные для сурков Мензбира,— Citellina alatau sp. nov.

Литература

1. Кайзер Г., Экология длиннохвостого сурка, Вестн. микробиол., эпид. и паразит., т. 18, вып. III—IV, Саратов, 1939.— 2. Кашкаров Д. Н., Материалы к познанию грызунов Туркестана, Тр. Туркестан. науч. об-ва при САГУ, т. II, Ташкент, 1925— 3. Кузнецов Б. А., Звери Киргизии, изд. Моск. об-ва испыт. природы, М., 1948.— 4. Огнев С. И., Звери СССР, т. V.

— — —

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ОНДАТРЫ К ТУЛЯРЕМИИ И ЕЕ АКТИВНАЯ ИММУНИЗАЦИЯ [1]

Е. С. ЧЕРКАССКИЙ

Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего промысла (директор Н. М. Овчинников)

За последнее время в отдельных водоемах некоторых ондатроводческих промхозов отмечалось значительное уменьшение поголовья ондатры — ценного пушного грызуна. Хотя специальных исследований причин массового падежа и не производилось, однако производственниками были сделаны попытки исключить факторы кормового и метеорологического характера и собрать некоторые материлы, говорящие о наличии среди ондатрового поголовья эпизоотии туляремийного происхождения.

Однако отнести все случаи уменьшения численности ондатры, о которых выше шла речь, только за счет эпизоотии, причем эпизоотии туляремийной, было бы неправильно. Для такого вывода необходимы более точные данные, полученные при специальном изучении конкретной обстановки каждого неблагополучного водоема.

Восприимчивость ондатры (Ondatra zibethica L.) к заболеванию туляремией общеизвестна. Однако степень этой восприимчивости, а также эпизоотология, патогенез, клиника, патологическая анатомия, не говоря уже про методику борьбы с туляремией у ондатры, совершенно не изучены ни у нас, ни за рубежом.

В настоящем сообщении приводятся некоторые данные по установлению чувствительности ондатры к туляремии и выяснению принципиальной возможности иммунизации ондатры против этой инфекции.

Чувствительность ондатр к заражению туляремией

Изучение чувствительности ондатры к экспериментальному заражению туляремией впервые проведено в мае — июле 1949 г. в туляремийной лаборатории Н. Г. Олсуфьева его сотрудниками Т. Н. Дунаевой и О. С. Емельяновой.

Эти авторы (см. «Зоол. журн.», № 5, 1950) заразили односуточной культурой вирулентного штамма B. tularense подкожно 1, 10, 100, 1 тыс. и 10 тыс. микробных тел и через рот (с помощью зонда) 1 тыс., 10 тыс., 100 тыс., 1 млн., 10 млн. и 100 млн. микробных тел 22 взрослые ондатры (по две головы на дозу); установлено, что ондатра, как и другие полевки (водяная крыса, обыкновенная полевка, пашенная полевка и др.), высокочувствительна к этой инфекции и погибает при характерной патологоанатомической картине на 5—13-й день. При этом авторы считают, что одна микробная клетка (по бактериологическому стандарту ЦГНКИ) при подкожном заражении является для ондатры минимальной смертельной дозой. Минимальная смертельная доза при заражении через рот не определялась. Не определялась также чувствительность ондатры к авирулентному штамму B. tularense.

---

[1] Работа проведена при участии мл. научного сотрудника лаборатории по изучению болезней промысловых животных ВНИО врача С. Е. Сориной в лаборатории проф. Н. Г. Олсуфьева в отделе медицинской паразитологии (зав.— акад. Е. Н. Павловский) Института эпидемиологии и микробиологии АМН СССР (директор — проф. В. Д. Тимаков). Пользуясь случаем, приносим глубокую благодарность Н. Г. Олсуфьеву и его сотруднице Е. М. Цветковой.

Наши эксперименты преследовали задачу установления минимальной летальной дозы вирулентного штамма B. tularense для молодняка ондатры и установления ее чувствительности к ослабленному (вакцинному) штамму B. tularense.

Чувствительность ондатры к ослабленному штамму B. tularense до сих пор неизвестна. Между тем возможность иммунизации ондатры существующими вакцинными штаммами бралась под сомнение, так как было известно, что для белых мышей они имеют «остаточную» вирулентность. Ондатры же, согласно данным Т. Н. Дунаевой и О. С. Емельяновой, одинаково с белыми мышами чувствительны к B. tularense.

Что касается установления минимальной летальной дозы для молодняка ондатр, то это было важно потому, что последний, судя по другим видам грызунов, более чувствителен к B. tularense, чем взрослые особи. Т. Н. Дунаева и О. С. Емельянова обследовали только взрослых ондатр, причем из двух ондатр, зараженных одной микробной клеткой, пала только одна, а вторая ондатра выжила и, как впоследствии оказалось, не приобрела иммунитета.

Постановка опыта. 10 ондатр, в том числе восемь в возрасте 5—6 мес. (первый помет 1949 г.) и две взрослые, предварительно проверенные на восприимчивость, туларином и по РА, были подвергнуты заражению: шесть животных односуточной культурой вирулентного штамма B. tularense (№ 66) в дозах, соответствующих 10, 1, 0,5, 0,1 микробных тел бактерийного стандарта ЦГНКИ и четыре — односуточной культурой вакцинного штамма № 100 в дозах, соответствующих 10 млн., 1 млн. и 10 тыс. микробных тел бактерийного стандарта ЦГНКИ. Одновременно заражена 21 белая мышь, по три мыши на каждую дозу. Заражение производилось 0,5 мл суспензии B. tularense на физиологическом растворе под кожу внутренней поверхности бедра.

Таблица 1

Чувствительность ондатр и белых мышей к туляремийным бактериям

	Заражены вакцинным штаммом № 100			Заражены вирулентным штаммом № 66			
	дозы в единицах микробных клеток по оптическому стандарту						
	10 тыс.	1 млн.	10 млн.	0,1	0,5	1,0	10,0
№ зараженной ондатры	1	2	3	4	5 6	7 8	9	9
Срок гибели в днях от момента заражения	—	—	—	10*	8 10	7 8	7	10

№ зараженной белой мыши	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Срок гибели в днях от момента заражения	7*	9*	—	10*	—	—	5*	—	—	6	8	8	6	7	8	6	7	8	6	6	6

* Гибель животных вызвана не туляремией (отрицательные результаты микроскопии отпечатков органов, высевов на свернутую среду, реакции преципитации и биопробы).

Наблюдение за зараженными животными велось ежедневно. Никаких особых патогномонических признаков заболевания ондатр туляремией

вплоть до смерти заметить не удалось. Только за 1—2 дня до гибели зверьки становились несколько менее активными, у них уменьшался аппетит, и снижалась реакция на беспокоящие их раздражения. Однако еще за 1—2 часа до гибели зверьки были настолько активны, что нельзя было предположить такой исход заболевания. В табл. 1 приводим результаты проведенного опыта.

Из табл. 1 видно, что гибель ондатр, зараженных вирулентным штаммом B. tularense, наступала через 7—10 дней.

Патологоанатомическая картина весьма типична: гиперемия сосудов подкожной клетчатки; гиперемия и увеличение паховых и поясничных желез, иногда с некротизацией ткани; резкое увеличение (почти в 2—3 раза) селезенки, приобретающей темновишневый цвет и содержащей большое количество мелких некротических узелков грязносерого цвета, пронизывающих ее на всю толщину ткани; увеличение и уплотнение печени, имеющей глинистые участки на общем вишневом фоне; гиперемия легких и стенок кишечника.

Диагноз на туляремию у каждой павшей ондатры и белой мыши ставился на основании положительных результатов микроскопического исследования мазков из органов (лимфатические железы, селезенка, печень, легкие и кровь) и реакции преципитации, а также выделения чистой культуры B. tularense. При этом применялись методики, обычно принятые в бактериологии туляремии. Результаты соответствующих исследований приведены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты микроскопических, серологических и бактериологических исследований ондатр

№ ондатры	Микроскопия отпечатков органов (по 5-бальной системе)					Посев на свернутую желточную среду	Реакция агглютинации		Кровяно-капельная реакция агглютинации через 15 дней после заражения	Реакция преципитации	Аллергич. проба с туляриным	Биопроба
	железы	селезенка	печень	легкие	кровь		до заражения	через 24 дня				
1	0	0	0	0	0	0	—	++++	++	0	+	0
2	0	0	0	0	0	0	—	++++	++	0	+	0
3	0	0	0	0	0	0	—	++++	++	0	++	0
4	—	—	—	—	—	—	—	0	0	—	0	—
5	IV	IV	III	III	II	+	—	0	0	++++	0	+
6	V	V	III	III	I	+	—	0	0	++++	0	+
7	IV	V	IV	IV	II	+	—	0	0	++++	0	+
8	IV	V	IV	IV	III	+	—	0	0	++++	0	+
9	V	V	III	II	I	+	—	0	0	++++	0	+
10	V	V	IV	III	III	+	—	0	0	++++	0	+

Ондатры и белые мыши, зараженные ослабленным штаммом № 100, выжили, кроме ондатры № 4 и белых мышей №№ 1, 2, 4 и 7. Исследования всех трупов этих животных на туляремию (микроскопия, реакция преципитации, посев на свернутую желточную среду, биопроба по австрийскому способу и подкожно) — отрицательны.

Иммунизация ондатры против туляремии

Реакции иммунитета к туляремии у ондатры совершенно не изучены. Никто не делал также попыток искусственно иммунизировать ондатру против туляремии. Первую попытку выяснить, наступает ли иммунитет у ондатр, перенесших экспериментальную туляремию, сделали в 1949 г.

Т. Н. Дунаева и О. С. Емельянова. Положительное решение этого вопроса указывало бы на принципиальную возможность искусственной иммунизации ондатры. Эти авторы заразили подкожно 100 микробными клетками вирулентного штамма № 9 трех ондатр, предполагая, что они иммунны, так как выжили после введения им бактериальной взвеси. Все три зараженные ондатры пали на 7—8-й день от туляремии. Таким образом, опыт был неудачен. Авторы объяснили это тем, что в предыдущих острых опытах ондатры по случайной причине не заразились.

Наш опыт по выяснению принципиальной возможности иммунизации ондатры был поставлен на трех молодых ондатрах (первый помет 1949 г.) №№ 1, 2, 3, которым 24 августа 1949 г. было подкожно введено: ондатрам №№ 1 и 2 по 10 тыс. микробных клеток и ондатре № 3 1 млн. микробных клеток вакцинного штамма № 100. Через 16 дней — 8 сентября — у всех трех ондатр слабоположительная кровяно-капельная реакция агглютинации. 16 сентября, т. е. через 24 дня после вакцинации, все три ондатры подкожно заражены суточной культурой вирулентного штамма № 66 в дозе 1000 микробных тел по оптическому стандарту ЦГНКИ. Одновременно этой же дозой были заражены пять белых мышей №№ 3, 5, 6, 8, 9, выжившие после введения им 10 тыс., 1 млн., 10 млн. микробных клеток вакцинного штамма № 100. Для контроля было заражено шесть свежих белых мышей. Результаты этого опыта показаны в табл. 3.

Таблица 3

Результаты вакцинации ондатр и белых мышей против туляремии

Виды животных	Число вакцинированных животных	Число животных, подвергнутых контрольному заражению	Пало от туляремии	Результаты исследований					
				микроскопия	реакция агглютинации	реакция преципитации	посев	биопроба	тулярин
Ондатры	3	3	—	—	++++	—	—	—	+
Белые мыши . . .	5	5	—	—	—	—	—	—	—
Белые мыши (контроль) . . .	—	6	6	+	—	++++	++++	+	—

Из табл. 3 видно, что все три вакцинированные ондатры, равно как и вакцинированные белые мыши, перенесли подкожное заражение 10 000 ДЛМ вирулентного штамма B. tularense, в то время как все контрольные мыши пали (на 6-й день). Из таблицы также видно, что у всех трех выживших ондатр оказался высокий титр агглютининов (++++ по обычной методике), а реакция на тулярин оценена как слабоположительная.

28 октября 1949 г. ондатры №№ 1, 2 и 3 были забиты, а из их органов, в которых не обнаружено видимых изменений, сделаны мазки, высевы на свернутую желточную среду, поставлена реакция преципитации. Результаты всюду отрицательные. Из зараженных 15 белых мышей — 10, зараженных материалом от ондатр №№ 1 и 2, живы при наблюдении в течение 2 месяцев, а все пять белых мышей, зараженных материалом от ондатры № 3, пали от туляремии на 8—9-й день.

Выводы

1. Ондатра — молодняк в возрасте 5—6 месяцев (первый помет текущего года рождения) и взрослые особи — высокочувствительны к подкожному заражению B. tularense.

2. Минимальная летальная доза составляет для молодняка ондатр 0,1 микробной клетки, а для взрослых животных 1 микробную клетку по бактериологическому оптическому стандарту ЦГНКИ.

3. Гибель экспериментально зараженных ондатр происходит на 7—10-й день при характерной патологоанатомической картине.

4. Доказана возможность иммунизации ондатр против туляремии. Подкожное введение 10 тыс. микробных тел (по оптическому стандарту ЦГНКИ) вакцинного штамма B. tularense вызывает у ондатр через 21 день хорошо выраженный иммунитет.

5. У ондатр, иммунных к туляремии, хорошо выражена реакция агглютинации и слабо выражена аллергическая реакция на тулярин.

6. У большинства иммунизированных и перенесших повторное массивное заражение вирулентным штаммом ондатр при проверке через 1,5 месяца во всех органах отсутствовали B. tularense.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXX 1951 ВЫП. 6

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О ПИТАНИИ ТАЙМЕНЯ (HUCHO TAIMEN PALL.) И ЕГО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ С МОЛОДЬЮ СЕМГИ (SALMO SALAR L.)

В. П. ТЕПЛОВ

Печоро-Илычский государственный заповедник

Таймень, или по-местному — лен (Hucho taimen Pall.), относится к числу не изученных рыб района Печоро-Илычского заповедника. Его распространение здесь ограничивается в основном лишь средним течением реки Илыча, где он встречается на участке между устьями рек Сарь-Ю и Большой Егры-Ляги, протяженностью в 100 км. Выше по Илычу таймень уже редок. Одиночных рыб этого вида мне удалось наблюдать близ устья рек Ук-Ю и Кожим-Ю. По словам местных рыбаков, таймень живет также в правом притоке Илыча в реке Испереде, где расположены его основные нерестилища. Ниже устья реки Сарь-Ю по Илычу таймень почти не встречается, не встречается он, повидимому, и в Верхней Печоре. Правда, Г. В. Никольский [1] упоминает о поимке одного тайменя весом в 20 кг у селения Гаревки, но это было давно. За последние 13 лет не удалось установить ни одного случая добычи тайменя на всем протяжении Верхней Печоры.

В наших условиях таймень — типичный реофил. Все случаи его добычи говорят о том, что он, по крайней мере летом и осенью, держится в речных перекатах или в непосредственной близости от них; живет таймень в это время поодиночке. Среди добываемых в настоящее время в реке Илыче тайменей преобладают сравнительно небольшие экземпляры, весом в 1,5—4 кг. Реже попадаются таймени в 6—8 кг, крупные же экземпляры в 16, 20 и даже в 30 кг встречаются исключительно редко.

Если учесть, что таймень одиночная, хищная рыба, его вряд ли можно считать в среднем течении Илыча редким видом. По сведениям, полученным мной от Коми отделения Севрыбвода, в 1947 г. на среднем Илыче при облове перекатов неводом таймень добывался в количестве одного экземпляра на каждые 150 штук пойманных хариусов и на 50 штук молоди семги.

Молодь семги (в дальнейшем я буду называть ее по-местному — тальмой) в наших условиях в летнее время держится почти исключительно на перекатах, т. е. в местах обитания тайменя. Это обстоятельство и побудило меня заняться изучением питания последнего вида, в целях выяснения его взаимоотношений с тальмой.

За три года (1948—1950) мной при содействии наблюдателя рыбнадзора Л. Т. Собянина были собраны желудки 72 тайменей, добытых

в Илыче в период июнь — август. 18 желудков (25%) оказались пустыми. Результаты анализа содержимого остальных 54 желудков приведены в табл. 1.

Таблица 1

Состав летней пищи тайменя в р. Илыче (в %)

Вид пищи	1948 г. (6 желудков)		1949 г. (17 желудков)		1950 г. (31 желудок)		1948—1950 гг. (54 желудка)	
	Число желудков	Колич. экз.	Число желудков	Колич. экз.	Число желудков	Колич. экз.	Число желудков	Колич. экз.
Минога	—	—	—	—	3,2	2,0	1,8	1,3
Семга (тальма)	33,3	28,6	17,6	13,7	25,8	26,0	24,1	22,8
Хариус	16,6	14,3	23,5	22,7	3,2	2,0	11,1	8,8
Голец	—	—	29,4	31,8	54,8	56,0	42,6	44,3
Подкаменщик	66,7	57,1	35,3	31,8	22,6	14,0	31,5	22,8

Данные табл. 1 характеризуют тайменя как хищника-ихтиофага, отдающего явное предпочтение реофильным формам. На первом месте в питании тайменя стоит голец (Nemachilus barbatulus L.), на втором — подкаменщик (Cottus gobio L.) и тальма, на третьем — хариус (Thymallus thymallus L.). Минога (Lampetra japonica Kessleri Anikin), повидимому, служит для тайменя случайной пищей. Подкаменщик и хариус (последний размером до 15 см) встречались в одном желудке тайменя в количестве до двух, голец до трех, а тальма (размером в 12—15 см) до четырех экземпляров. Голец и подкаменщик были обнаружены преимущественно в желудках мелких (весом до 2 кг), а хариус и тальма — в желудках крупных (весом в 4—6 кг) тайменей.

Тальма по сравнению с хариусом представляет для тайменя, повидимому, более легкую добычу. Среди рыб, пойманных на илычских перекатах, тальма составляла 25%, а хариус — 75%, тогда как среди рыб этих видов, обнаруженных в желудках тайменя, тальма составляет 71, а хариус только 29%.

Все это позволяет считать тайменя весьма опасным врагом тальмы, присутствие которого нежелательно в семужьих реках. Последний вывод подкрепляется еще тем, что таймень по отношению к тальме является не только врагом, но и весьма сильным конкурентом. Как известно (Никольский, l. c.), в кормовом режиме тальмы в наших условиях ведущее значение имеет рыба (встречена в 53% летних желудков), представленная исключительно гольцами и подкаменщиком, т. е. видами, которыми в основном и питаются таймени более мелких размеров.

Указанное выше количественное соотношение (1 : 50) тайменя и тальмы в неводных обловах, одновременная встреча четырех талёмок в желудке одного тайменя, предпочтение, которое таймень отдает тальме перед хариусом и, наконец, круглогодичное (Собанеев [2]) питание тайменя — все это позволяет считать, что этот хищник уничтожает в наших условиях значительное число тальмы, чем наносит заметный урон делу размножения семги.

В нашем районе тальма имеет, кроме тайменя, еще ряд врагов, но среди них он занимает, повидимому, одно из первых мест. Это подтверждается табл. 2, в которой я объединил собранный мной материал по встречаемости тальмы в питании различных водных хищников. (При составлении таблицы я использовал желудки хищников, добытых только в тех участках Печоры и Илыча, где тальма не представляет редкости.)

По характеру своего питания таймень в реке Илыче является существенным врагом и конкурентом тальмы (молоди семги) и поэтому должен подвергаться систематическому и усиленному отлову. Невод, по словам местных рыбаков, мало пригоден для отлова тайменя, поэтому

Таблица 2

Встречаемость тальмы в желудках различных водных хищников в районе Печоро-Илычского заповедника

Название хищника	Число исследованных желудков	Встречаемость тальмы	
		в % от общего числа желудков	в % от общего количества обнаруженных рыб всех видов
Выдра	25	8,0	2,8
Большой крохаль	54	1,8	0,8
Таймень	54	**24,1**	**22,8**
Щука	164	3,6	2,2
Налим	148	2,7	4,1

необходимо разработать другие способы его добычи. Возможно, что в наших условиях для отлова тайменя окажутся пригодными сырп и зимние жерлицы, которыми, по словам Л. П. Собанеева (l. c.), его добывают в бассейне Оби. Зимними жерлицами будет добываться и налим, который также является врагом тальмы. Для разработки наиболее рациональных способов отлова тайменя необходимо провести более подробное изучение его экологии.

Литература

1. Никольский Г. В., Громчевская Н. А., Морозова Г. И. и Пикулева В. А., Рыбы бассейна Верхней Печоры, 1947.— 2. Собанеев Л. П., Рыбы России, 1911.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ АККЛИМАТИЗАЦИИ СЕВАНСКОЙ ФОРЕЛИ В ОЗЕРЕ ИССЫК-КУЛЬ

Ф. ТУРДАКОВ и Б. ЛУЖИН

Ихтиологическая лаборатория Киргизского филиала Академии Наук СССР

Нами уже сообщалось [5], что форель гегаркуни (Salmo ischchan insp. gegarkuni Kessl.), переброшенная в 1930 и 1936 гг. из оз. Севан, хорошо акклиматизировалась в оз. Иссык-Куль и ежегодно размножается в речках южного побережья, особенно в р. Тоне и его притоке Аксае. Исследования Лужина показали, что гегаркуни входит в р. Тон с ноября по февраль со зрелыми половыми продуктами, как характерно для формы «альфа» в оз. Севан, от которой и происходит иссыккульская форма гегаркуни. Опыт инкубации икры на р. Тоне показал, что мальки выклевываются в апреле (через 450—470 градусо-дней). Молодь держится в реке до осени и скатывается в озеро в июле — ноябре. Нерестовавшие особи также быстро скатываются в озеро и в реках летом не держатся.

Иссыккульская форель значительно отличается от севанской прародительской формы по многим морфологическим признакам, вообще по экстерьеру, по окраске, по темпам роста и по питанию. В частности, иссыккульская гегаркуни перешла на частичное питание рыбой и растет почти в полтора раза быстрее севанской (Лужин, в печати). Акклиматизировавшись в новых условиях, севанская форель гегаркуни превратилась в несомненную новую морфобиологическую форму.

Однако наиболее интересная особенность иссыккульской гегаркуни была обнаружена в конце лета 1950 г. Местный любитель фауны В. В. Озаровский сообщил нам, что он в конце августа ловил форель удочкой в р. Аксае (южное побережье озера). В доказательство он привез и представил нам 3 экз. засоленных форелей размером 20—25 см. Он же сообщил, что, по словам наблюдателя гидрометстанции на р. Аксае, форель — и довольно крупная — ловится в реке, начиная с весны и до августа, уже второй год.

Для проверки этого интересного сообщения мы 10—12 сентября совершили выезд на р. Аксай. Сообщение Озаровского полностью подтвердилось. В Аксае в районе гидрометеорологического пункта (8 км от озера) за два дня удочками (насадка — дождевой червь или кузнечик) мы наловили около сотни форелей длиной от 15 до 32 см (по Смитту). Один самец имел даже 40 см. Большинство пойманных форелей — самцы, самок мало. И те и другие с незрелыми (II—III) половыми продуктами. Желудки забиты пищей, чаще — домиками ручейников, окраска пестрая — с бурыми и красными пятнами (обведенными светлым пояском) на сероватом или розово-фиолетовом (у крупного самца) фоне. У крупного самца заметны признаки лошалости: крючок на нижней челюсти. Возраст форелей 1+ — 3+.

15—17 сентября форель была обнаружена в нижнем течении Тона, где в предыдущие годы ловилась ходовая форель, икра инкубировалась зимой, а летом ловились только сеголетки. Во всяком случае еще в 1949 г. ни в Тоне, ни в Аксае форель (кроме сеголетков) не была обнаружена.

В Иссык-Куль из Севана была привезена икра севанской гегаркуни (S. ischchan insp. gegarkuni) формы «альфа» Фортунатова, т. е. проходной формы, нерестящейся зимой в речках [6, 3]. Так до сих пор и вела себя севанская форель в Иссык-Куле. Натурализовавшись в Иссык-Куле, севанская форель стала проявлять присущую видам рода Salmo пластичность (Л. С. Берг [1]). Известно, что в бассейне Севана форель образует несколько морфо-экологических рас (озерно нерестующие, проходные и чисто речная — алабалах) [6]. То, что мы обнаружили в Аксае, более всего подходит к речной севанской расе гегаркуни — S. ischchan insp. gegarkuni morpha alabalach Vladimirov [2]. Окончательно вопрос будет решен обработкой собранного материала и дальнейшими наблюдениями за биологией форели в р. Аксае. Если будет установлено, что аксайская форель вполне гомологична севанской расе алабалах, тем самым будет показана вероятность взаимопревращаемости рас севанских форелей, и в общем подтверждено на этом примере положение Т. Д. Лысенко о том, что подвиды и расы не являются зачинающимися новыми видами, а всего лишь формами существования одного и того же вида в разных условиях.

Литература

1. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР, т. I, 1948.— 2. Владимиров В. И., Тр. Севан. гидробиол. станции, т. VI, 1940.— 3. Гордиенко Н. А., Тр. Кирг. компл. экспедиции, т. III, вып. 2, 1935.— 4. Лысенко Т. Д., газ. «Правда» от 3 ноября 1950 г.— 5. Турдаков Ф. А., Лужин Б. П., Пискарев К. В., ДАН СССР, т. LIX, № 2, 1948.— 6. Фортунатов М. А., Тр. Севан. озерн. станции, т. I, вып. 2, 1927.

СОДЕРЖАНИЕ XXX ТОМА

Алейникова М. М. и Утробина Н. М. К вопросу о роли амфибий в биоценозах полезащитных лесных насаждений (вып. 5, стр. 391).

Ананьин В. В. Носительство лептоспир у ушастых ежей (вып. 4, стр. 375).

Андрушко А. М. Земноводные и пресмыкающиеся в высокогорных условиях Алайской долины (Памир) (вып. 3, стр. 274).

Арнольди К. В. О некоторых закономерностях сложения энтомокомплексов биоценозов при степном лесоразведении (вып. 4, стр. 289).

Башенина Н. В. К вопросу о характере вредной деятельности малого суслика и некоторых других грызунов в посадках дуба Сталинградской области (вып. 3, стр. 193).

Бирман И. Б. О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значении для разработки биологических оснований рыбного хозяйства (вып. 6, стр. 493).

Бородин Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов (вып. 6, стр. 607).

Бородулина Т. Л. О питании и возможном хозяйственном значении некоторых пресноводных чаек и крачек (вып. 6, стр. 602).

Боруцкий Е. В. О гидробиологии и биологической продуктивности водоемов (вып. 6, стр. 481).

Буякович Н. Г. Ондатра на крайнем северо-востоке Союза ССР (вып. 3, стр. 279).

Быковский В. А. Новые данные о сусликах и борьбе с ними в Молдавской ССР (вып. 4, стр. 381).

Вайнштейн Б. А. К экологии непарного шелкопряда (вып. 3, стр. 238).

Васильев И. В. Об одной особенности яйцекладки гороховой зерновки (Bruchus pisorum L.) (вып. 5, стр. 477).

Васильев Л. И. О снетке Рыбинского водохранилища (вып. 6, стр. 590).

Верещагин Н. К. Условия массовой гибели наземных позвоночных и захоронения их остатков в Закавказье (вып. 6, стр. 616).

Викторов Г. А. Паразиты акациевой огневки (Etiella zinckenella Tr.) в Сталинградской области (вып. 5, стр. 385).

Владимиров В. И. Дивергенция тюльки [Clupeonella delicatula delicatula (Nordm.)] бассейна Днестра и ее причины (вып. 6, стр. 578).

Водяницкий В. А. О проблеме продуктивности водоемов и о так называемой динамике численности стада рыб (вып. 4, стр. 325).

Гамбарян П. П. Роль остистого отростка второго грудного позвонка некоторых грызунов (вып. 2, стр. 165).

Гарутт В. Е. и Дубинин В. Б. О скелете Таймырского мамонта (вып. 1, стр. 17).

Грандилевская-Дексбах М. Л. и Троицкая В. И. Питание и рост ладожского рипуса в озере Шарташ Свердловской области (вып. 3, стр. 253).

Грезе В. Н. Придонный планктон, его роль в питании рыб и методика учета (вып. 1, стр. 44).

Гудимович П. К. Краткие сведения о плодовитости черноморской султанки и характере ее икрометания (вып. 1, стр. 85).

Гусев В. М. и Чуева Г. И. Материалы по питанию некоторых птиц дельты реки Или (вып. 6, стр. 594).

Дубинина М. Н. О биологии и распространении Diphyllobothrium erinaceieuropaei (Rud., 1819) Iwata, 1933 (вып. 5, стр. 421).

Журавель П. А. О Dreissena bugensis (Mollusca) из системы Днепра и недавнем ее появлении в Днепровском водохранилище (вып. 2, стр. 186).

Замбриборщ Ф. С. О некоторых анатомических признаках черноморских кефалей (вып. 2, стр. 143).

Захаров Л. З. и Левкович В. Г. Вредные насекомые природных лесов и лесопосадок по государственной лесной защитной полосе Саратов — Камышин (вып. 4, стр. 293).

Земская А. А. Биология и развитие куриного клеща Dermanyssus gallinae в связи с его эпидемиологическим значением (вып. 1, стр. 51).

Зенкевич Л. А. Достижения и перспективы развития советской гидробиологии, преимущественно для морских водоемов (вып. 2, стр. 111).

Знаменский В. В. Материалы по экологии яйцекладки азиатской саранчи (вып. 2, стр. 140).

Кадочников Н. П. О влиянии химической обработки лесных полезащитных полос на птиц (вып. 3, стр. 207).

Карзинкин Г. С. О биологической продуктивности водоемов (вып. 4, стр. 338)
Коломиец Ю. С. Полостной овод лошади Rhinoestrus purpureus Br. на Украине (вып. 6, стр. 550).
Колпакова В. А. Морфология созревания икры волжской сельди, судака и леща (вып. 4, стр. 367).
Константинов А. С. О питании мальков кеты (Oncorhynchus keta inf. autumnalis Berg) в бассейне р. Амура (вып. 6, стр. 586).
Кузнецов В. В. Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее решением (вып. 2, стр. 121).
Кузнецова И. И. О путях регулирования численности полупроходных рыб Северного Каспия (вып. 6, стр. 572).
Лавровский А. А., Миронов Н. П. и Резинко Д. С. Видовой состав, распространение и численность грызунов Ергеней в местах закладки государственных лесополос (вып. 1, стр. 35).
Леванидов В. Я. К вопросу о питании ленка (Brachymystax lenok Pallas) в предгорных притоках Амура (вып. 1, стр. 73).
Медведев С. И. Апрельский хрущ (Rhizotrogus aequinoctialis Hrbst.) — вредитель древесных питомников в степной зоне (вып. 1, стр. 66).
Медведев С. И., Божко М. П. и Шапиро Д. С. О происхождении и формировании энтомофауны полезащитных полос в степной зоне УССР (вып. 4, стр. 309).
Морозов А. В. О расхождении в росте молоди рыб и причинах этого расхождений (вып. 5, стр. 457).
Морозов А. В. и Дубровская К. П. О коэффициенте упитанности рыб (вып. 4, стр. 331).
Мурин В. По поводу статей Г. В. Никольского о численности стада рыб (вып. 4, стр. 331).
Мухамедиев А. М. О составе и происхождении фауны ракообразных рисовых полей Ферганской долины (вып. 4, стр. 376).
Наумов Н. П., Дукельская Н. М. и Домбровский В. В. Новые методы борьбы с обыкновенными полевками (вып. 5, стр. 466).
Николаев Б. П. О четвертом виде малярийного паразита человека (Plasmodium ovale) и его обнаружении в СССР (вып. 3, стр. 211).
Николаев И. И. О новых вселенцах в фауне и флоре Северного моря и Балтики из отдаленных районов (вып. 6, стр. 556).
Ованесян Т. Т. О форме клеток гемолимфы гусениц тутового шелкопряда при различных физиологических состояниях организма (вып. 1, стр. 86).
Олсуфьев Н. и Дунаева Т. О чувствительности к туляремии и о возможном эпидемиологическом значении ласки, хорька и лисицы (вып. стр. 78).
Павлинин В. Н. и Шварц С. Опыт экологической оценки действ голодания на организм животн (вып. 6, стр. 620).
Петров В. Г. и Кучерук В. О поедании обыкновенными полевка (Microtus arvalis Pall.) клещей (D macentor pictus Herm.) в лаборат ных и полевых условиях (вып. стр. 478).
Пионтковская С. П. О значении аг культурных мероприятий для озд ровления клещевых очагов (вып. стр. 319).
Покровская Е. И. К экологии лич нок и нимф клеща Dermacentor marg natus Sulz. в условиях Воронежск области (вып. 3, стр. 224).
Попов В. В. Географическое распростр нение и эволюция пчелиных ро Clisodon Patton (Hymenoptera, Anth phoridae) (вып. 3, стр. 243).
Портенко Л. А., Тихомиров Б. А и Попов А. И. Первые результат раскопок Таймырского мамонта и из учения условий его залегания (вып. стр. 3).
Пробатов А. Н. О первостепенных за дачах ихтиологических и гидробиологи ческих исследований (вып. 5, стр. 405)
Расс Т. С. О проблеме продуктивност водоемов и о взаимоотношениях их тиологии и гидробиологии (вып. 6 стр. 488).
Рахманова П. И. Отложение запасо жира и гликогена в тканях тела личи нок Anopheles maculipennis Messea Fall. (вып. 4, стр. 363).
Рачинский Ф. Ю., Первомайский Г. С. и Чагин К. П. Диметилфталат как средство защиты от гнуса (вып. 1, стр. 69).
Рецензии (вып. 1, стр. 89, 93; вып. 4, стр. 383).
Руднев Д. Ф. Определение яйцепродукции непарного шелкопряда по куколкам (вып. 3, стр. 229).
Рустамов А. К. Основные черты современного состава и распределения авифауны трассы Главного Туркменского канала и источники заселения его птицами (вып. 1, стр. 24).
Сафонов А. Г. Насекомые — вредители прудового рыбного хозяйства (вып. 6, стр. 545).
Свириденко П. А. Теоретические разногласия о роли обонятельного рецептора у грызунов и практическое их преломление (вып. 4, стр. 344).
Селиванова С. Н. Экологические особенности шведской мухи (вып. 6, стр. 540).
Скадовский С. Н. К вопросу о гидробиологии, ее содержании и задачах (вып. 5, стр. 398).
Скарлато О. А. Entocolax chiridotae nov. sp., новый паразитирующий в голотурии моллюск (вып. 4, стр. 358).

Скуфьин К. В. Использование занефтеванных водоемов как метод экологического исследования слепней (Tabanidae) и их истребления (вып. 2, стр. 130).
Скуфьин К. В. Опыт применения чучелообразной ловушки для слепней (вып. 4, стр. 378).
Смирнов Е. С. [А. А. Захваткин] 1. XII. 1906—14. XII. 1950 (вып. 2, стр. 97).
Сокольская Н. Л. Двигательный аппарат олигохет (вып. 6, стр. 513).
Сорокин С. В. Причины образования гипопусов хлебных клещей (вып. 6, стр. 523).
Стрелин Г. С. О физиологических градиентах. VI. К вопросу об осевом градиенте витальной окраски у Paramaecium caudatum (вып. 4, стр. 352).
Строганов Н. С. Опыт выращивания осетров в прудах Московской области, в цементных бассейнах и аквариумах (вып. 5, стр. 445).
Строганова А. С. и Юдин К. А. Суслики и зайцы как вредители гнездовых посевов дуба в Заволжье (вып. 2, стр. 106).
Сухова М. Н. К вопросу об эпидемиологическом значении копробионтных экзофильных видов синантропных мух (вып. 2, стр. 188).
Теплов В. П. О питании тайменя (Hucho taimen Pall.) и его взаимоотношениях с молодью семги (Salmo salar L.) (вып. 6, стр. 641).
Теравский И. К. Влияние внешней температуры на скорость переваривания крови клещами Ornithodorus papillipes (вып. 5, стр. 440).
Тремль А. Г. и Баткина Е. И. К вопросу о хищниках и паразитах вредной черепашки (вып. 2, стр. 190).
Турдаков Ф. и Лужин Б. Новые данные об акклиматизации севанской форели в озере Иссык-Куль (вып. 6, стр. 643).
Фортунатова К. Р. Методика изучения питания хищных рыб (вып. 6, стр. 562).
Черкасский Е. С. Чувствительность ондатры к туляремии и ее активная иммунизация (вып. 6, стр. 636).
Чижова Т. П. О дифиллоботриидах чаек на Байкале (вып. 3, стр. 217).
Чугунин Я. В. Сопряженность массового появления различных гусениц листогрызущего комплекса (вып. 1, стр. 63).
Шарапов В. И. Влияние режима питания на яйцепродукцию вредной черепашки (вып. 1, стр. 84).
Шилова-Крассова С. А. О питании барсука в Бузулукском бору (вып. 3, стр. 286).
Шмальгаузен И. И. Значение функции в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным (вып. 5, стр. 411).
Шмальгаузен И. И. Функциональное значение первичных форм прикрепления челюстной дуги к черепной коробке у рыб (вып. 2, стр. 149).
Щеголев Г. Г. Наблюдения над подвижностью медицинских пиявок в водоемах (вып. 5, стр. 430).
Юзбашьян С. М. О регрессивных явлениях у пещерных Atyidae (вып. 6, стр. 499).
Юргенсон П. Б. Эколого-географические аспекты в питании лесной куницы и географическая изменчивость эколого-морфологических адаптаций ее жевательного аппарата (вып. 2, стр. 172).
Янушко П. А. Заметки по биологии сурка Мензбира (Marmota menzbieri Kaschk.) (вып. 6, стр. 629).

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях, в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов [15] или Браун (Brown [10]). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно.

СОДЕРЖАНИЕ

Е. В. Боруцкий. О гидробиологии и биологической продуктивности водоемов . . . 481
Т. С. Расс. О проблеме продуктивности водоемов и о взаимоотношениях ихтиологии и гидробиологии . . . 488
И. Б. Бирман. О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значении для разработки биологических оснований рыбного хозяйства . . . 493
С. М. Юзбашьян. О регрессивных явлениях у пещерных Atyidae . . . 499
Н. Л. Сокольская. Двигательный аппарат олигохет . . . 513
С. В. Сорокин. Причины образования гипопусов хлебных клещей . . . 523
С. Н. Селиванова. Экологические особенности шведской мухи . . . 540
А. Г. Сафонов. Насекомые — вредители прудового рыбного хозяйства . . . 545
Ю. С. Коломиец. Полостный овод лошади Rhinoestrus purpureus Br. на Украине . . . 550
И. И. Николаев. О новых вселенцах в фауне и флоре Северного моря и Балтики из отдаленных районов . . . 556
К. Р. Фортунатова. Методика изучения питания хищных рыб . . . 562
И. И. Кузнецова. О путях регулирования численности полупроходных рыб Северного Каспия . . . 572
В. И. Владимиров. Дивергенция тюльки [Clupeonella delicatula delicatula (Nordm.)] бассейна Днестра и ее причины . . . 578
А. С. Константинов. О питании мальков кеты (Oncorhynchus keta inf. autumnalis Berg) в бассейне р. Амура . . . 586
Л. И. Васильев. О снетке Рыбинского водохранилища . . . 590
В. М. Гусев и Г. И. Чуева. Материалы по питанию некоторых птиц дельты реки Или . . . 594
Т. Л. Бородулина. О питании и возможном хозяйственном значении некоторых пресноводных чаек и крачек . . . 602
Л. П. Бородин. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов . . . 607
Н. К. Верещагин. Условия массовой гибели наземных позвоночных и захоронения их остатков в Закавказье . . . 616
В. Н. Павлинин и С. С. Шварц. Опыт экологической оценки действия голодания на организм животных . . . 620
П. А. Янушко. Заметки по биологии сурка Мензбира (Marmota menzbieri Kaschk.) . . . 629
Е. С. Черкасский. Чувствительность ондатры к туляремии и ее активная иммунизация . . . 636

Краткие сообщения

В. П. Теплов. О питании тайменя (Hucho taimen Pall.) и его взаимоотношениях с молодью семги (Salmo salar L.) . . . 641
Ф. Турдаков и Б. Лужин. Новые данные об акклиматизации севанской форели в озере Иссык-Куль . . . 643

Содержание XXX тома . . . 645

ПОПРАВКА

к Зоологическому журналу № 5, 1951, стр. 147.

13-ю строку сверху следует читать: ...жаберным дугам осетровых рыб (Шмальгаузен [7, 8]). У кистеперых рыб,...

Главный редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т07876. Подпис. к печ. 13.XI. 1951 г. Тираж 3400 экз. Зак. тип. 1505
Форм. бум. 70×108 1/16. Бум. л. 5 1/4. Печ. лист. 14,38+1 вклейка. Учетно-изд. л. 15,9

2-я типография Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

41/2.Р.С.

Цена 9 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР на 1952 год

Название журнала	Количество номеров в год	Подписная цена в руб.
Астрономический журнал	6	72
Биохимия	6	72
Ботанический журнал	6	63
Вестник Академии Наук СССР	12	96
Вестник древней истории	4	120
Доклады Академии Наук СССР (без переплета)	36	360
Доклады Академии Наук СССР с 6 папками (коленкоровыми, с тиснением) для переплета	36	384
Журнал аналитической химии	6	36
Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	6	90
Журнал общей биологии	6	45
Журнал общей химии	12	180
Журнал прикладной химии	12	126
Журнал технической физики	12	180
Журнал физической химии	12	180
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	144
Записки Всесоюзного минералогического общества	4	30
Зоологический журнал	6	90
Известия Академии Наук СССР, серия биологическая	6	72
Известия Академии Наук СССР, серия геологическая	6	90
Известия Академии Наук СССР, серия географическая	6	54
Известия Академии Наук СССР, серия геофизическая	6	54
Известия Академии Наук СССР, серия математическая	6	54
Известия Академии Наук СССР, серия истории и философии	6	54
Известия Академии Наук СССР, Отделение технических наук	12	180
Известия Академии Наук СССР, Отделение химических наук	6	96
Известия Академии Наук СССР, Отделение экономики и права	6	45
Известия Академии Наук СССР, серия физическая	6	72
Известия Академии Наук СССР, Отделение литературы и языка	6	54
Известия Всесоюзного географического общества	6	63
Коллоидный журнал	6	45
Математический сборник	6	132
Микробиология	6	54
Почвоведение	12	72
Прикладная математика и механика	6	72
Природа	12	84
Советское государство и право	12	108
Советская этнография	4	90
Успехи современной биологии	6	60
Успехи химии	12	96
Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова	6	72

ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ

ГОРОДСКИМИ И РАЙОННЫМИ ОТДЕЛАМИ «СОЮЗПЕЧАТИ», ОТДЕЛЕНИЯМИ И АГЕНТСТВАМИ СВЯЗИ, ПОЧТАЛЬОНАМИ И ОБЩЕСТВЕННЫМИ УПОЛНОМОЧЕННЫМИ «СОЮЗПЕЧАТИ» НА ФАБРИКАХ И ЗАВОДАХ, В УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЯХ И УЧРЕЖДЕНИЯХ, А ТАКЖЕ В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГИ»: МОСКВА, УЛ. ГОРЬКОГО 6; ЛЕНИНГРАД, ЛИТЕЙНЫЙ ПР., 53-а; СВЕРДЛОВСК, УЛ. БЕЛИНСКОГО, 71-в; ТАШКЕНТ, УЛ. К. МАРКСА, 29; КИЕВ, УЛ. ЛЕНИНА, 42; АЛМА-АТА, УЛ. ФУРМАНОВА, 129; ХАРЬКОВ, ГОРЯЙНОВСКИЙ ПЕР., 4/6

И ГЛАВНОЙ КОНТОРОЙ «АКАДЕМКНИГА»

Москва, Пушкинская ул., 23.